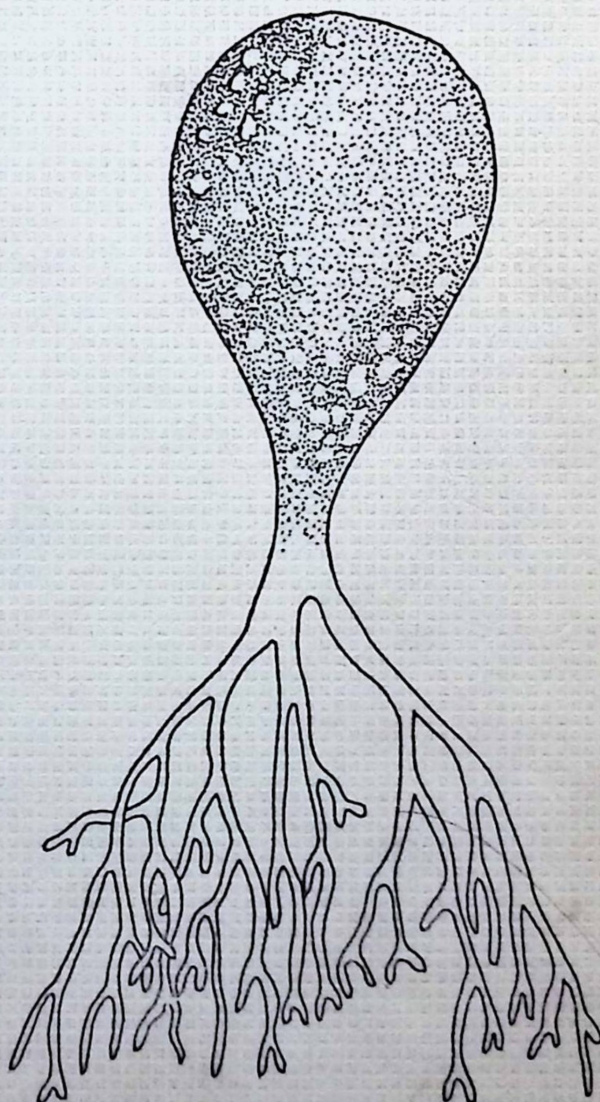
K



A NÖVÉNYEK VILÁGA
I.

A TERMÉSZET VILÁGA

A NÖVÉNYEK VILÁGA

I.

ÍRTÁK:

ANDRÁSFALVY ANDRÁS · BÖSZÖRMÉNYI ZOLTÁN
CSEH EDIT · FRENYÓ VILMOS
FRIDVALSZKY LORÁND · GRACZA PÉTER
MARÓTI MIHÁLY · O'SVÁTH JÁNOS · PÓLYA LÁSZLÓ
POZSÁR BÉLA · RÁKOSINÉ SZENTPÉTERY GABRIELLA
SÁRKÁNY SÁNDOR · STIEBER JÓZSEF · SZALAY ISTVÁN
VERZÁRNÉ PETRI GIZELLA

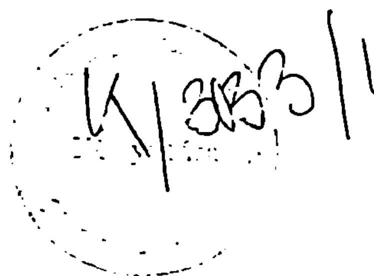
GONDOLAT KIADÓ · BUDAPEST 1969

A NÖVÉNYEK VILÁGA

I.

SZERKESZTETTE:

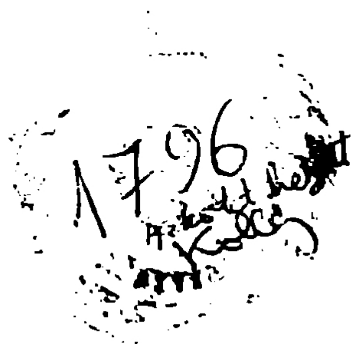
SÁRKÁNY SÁNDOR



GONDOLAT KIADÓ · BUDAPEST 1969

A RAJZOKAT KÉSZÍTETTÉK:

CSAPODY VERA
HEGYI ADORJÁNNÉ
LEXÁNÉ REGÉCZI MÁRTA



ELŐSZÓ

Csaknem negyedszázada annak, hogy 1944-ben, a Természettudományi Társulat kiadásában „A természet világa" című 11 kötetes kiadvány-sorozat utolsó kötete is elhagyta a nyomdát. Az 1938-ban indult sorozatot a Társulat 100 éves fennállásának (1841—1941) emlékére kezdeményezték.

E népszerűen írt tudományterjesztő sorozatnak 1941-ben, Szabó Zoltán szerkesztésében megjelent VII. és VIII. kötete „A növény és élete" címmel foglalta össze a növényvilágra vonatkozó ismeretek és kutatási eredmények lényegét. A VII. kötet a növényi sejt szerkezetéről, életéről, a változékonyság és öröklékenység kérdéseiről, a növények testalakulásának és működésének, életfolyamatainak törvényszerűségeiről, a szaporodás és elterjesztés változatos formáiról, valamint a növények életmódjáról, illetőleg társas életéről nyújtott átfogó, a maga idejében korszerű áttekintést. A VIII. kötet pedig bevezetésként a rendszerezés rövid történetét, módszereit, fejlődéstörténeti vonatkozásait tárgyalta, majd a telepes és száras növények nagy rendszertani egységeiről, s azokon belül a kisebb kategóriák ismertebb képviselőiről informált. A további három fejezet a növények elterjedésével, Magyarország növényvilágával, végül a növények és az ember kapcsolatával foglalkozott.

Az elmúlt 25 év – mint tudjuk – nem csupán a társadalmi berendezkedések és a gyarmati rendszerek haladó jellegű átalakulásában, hanem minden egyes tudományterületen is, de különösen a műszaki és természettudományok terén korábban elképzelhetetlen, gyors fejlődést hozott, és többek között a biológiában nem egy forradalmi jellegű kutatási eredménnyel gazdagította és mélyítette el az életfolyamatok értelmezésére, összefüggéseire, a biológiai mozgás egyes részleteire vonatkozó ismereteinket. Ebben az időszakban mintegy a szemünk előtt bontakoztak ki az atomenergia-felhasználás, a molekuláris biológia, az automatika, az elektronika, a kibernetika, valamint a Verne álmait megvalósító űrhajózás korszakának első körvonalai. A századunk második felében bekövetkezett sok irányú és nagyfokú fejlődésnek természetes következménye egyrészt az átlagos emberi gondolkodásmód és szemlélet megváltozása, másrészt az új felfedezések, megismerések, tudományos magyarázatok iránti fokozottabb érdeklődés, ami ma már a legkülönbözőbb úton és módon elégíthető ki. Ezek közül a legáltalánosabb a szélesebb rétegekhez szóló ismeretterjesztő kézikönyv, amely sokkal részletesebb és bármikor hozzáférhetőbb információt nyújthat egy-egy kérdésről vagy kérdéscsoportról, mint bármely más ismeretközlő eszköz. Ezért teljes elismerés illeti meg a Gondolat Kiadót, hogy a 25 évvel ezelőtt megjelent sorozat, „A természet világa" mintájára, de teljesen új feldolgozásban, korszerű szemléletben, egymást követő kötetekben hozzáférhetővé teszi – többek között – a biológia terén elért eredmények összefoglalását, s ezzel képet nyújt e tudományrendszer jelenlegi állásáról. A sorozat első biológiai kötete *Törő* Imre szerkesztésében,

„Az élet alapjai" címmel már megjelent (1966), s mintegy megalapozását adja a további kötetek anyagának, így „A növények világá"-ról szóló jelen munkának is.

„A növények világa", amely két kötetben jelenik meg, fő beosztásában megegyezik a már említett elődjével, mert első kötete a növények testének felépítését, működését, életfolyamatait, a második kötete pedig a növények rendszerezését, fejlődéstörténetét, környezettel való kapcsolatát, földrajzi elterjedését, valamint sokféle gyakorlati felhasználását tárgyalja. A további részletek tekintetében azonban már több eltérés mutatkozik mind a két kötetben. Különösen az első kötet anyagának tagolódását és tárgyalásmódját, valamint az ismeretek egymásra épülését tekintve vannak sajátos, az egyetemi előadások tapasztalatait hasznosító, a korszerű szemléletet segítő különbségek. Miután a már megjelent „Az élet alapjai" c. kötet egyik nagy fejezete kellő részletességgel foglalkozik a sejt általános ismertetésével, ezért itt az első fejezetben elsősorban a növényi vonatkozásokat hangsúlyozzuk, köztük az elektronmikroszkópos finomszerkezeti kutatások legújabb eredményeit is, bőséges illusztrációval. Külön fejezetek tájékoztatnak egyrészt a sejtdifferenciálódásról és az elemi szövetek sajátosságairól, a növények testszerveződésének legjellemzőbb vonásairól, a hajtásos növények vegetatív, ill. reproduktív szerveinek a kialakulásáról és működéséről, másrészt a hiszto- és morfogenezis biokémiai vonatkozásáról, a növények egyedfejlődésének törvényszerűségeiről, a környezet, az életmód és a testalakulás összefüggéseiről, majd a morfológiai rész befejezéseként az alaktanban, szövettanban és sejttanban elért eredmények gyakorlati jelentőségéről és alkalmazásáról. Az első kötet második – élettani – részében szintén számos új kutatási eredmény és kísérleti megállapítás kapott helyet, s így az olvasó az utóbbi néhány év adatai alapján ismerheti meg a növények vízforgalmát, a talajból, illetőleg a levegőből történő táplálkozását, a nitrogén-anyagcserét, az anyagszállítást, a növények légzését, a másodlagos növényi anyagokat, a növekedés és fejlődés kérdéseit, a virágzás és termésérés élettanát, a növényi ingerjelenségeket és mozgásokat. A növényélettani részt több olyan fejezet egészíti ki, amelyek legtöbbje viszonylag fiatal kutatási területek eredményeiről számol be. Itt kapott helyet a növények hiperszenzitív reakciójának kórélettani jelentősége, a gazdanövény és parazitájának anyagcsere-kapcsolata, a növényi vírusok, valamint a citokininek kórélettani szerepe, továbbá a növényi sejt-, szövet-, szerv- és embriótenyésztés, befejezésül pedig a statisztikai módszerek alkalmazása a biológiai vizsgálatokban.

Ami a második kötetet illeti, itt felépítésben és a fejezetek sorrendjében kevesebb a változás a régi kiadáshoz képest, amit az anyag természete magyaráz, de ezen belül ebben is igen sok a módosítás és kiegészítés, hiszen az elmúlt több mint 25 év alatt mind a rendszerezés, mind a fejlődéstörténeti – s nem kevésbé az ökológiai – kutatási eredmények nagymérvű gyarapodása, valamint a növényföldrajz és a növények gyakorlati felhasználása terén jelentős előrehaladás, sok szemléletbeli változás és értékes felfedezés következett be. Mindezt híven tükrözik az egyes, korszerűen megírt fejezetek.

Mindkét kötet szerzői arra törekedtek, hogy a legújabb eredmények alapján minél teljesebb képet nyújtsanak a növényi szervezet felépítéséről, életfolyamatairól, rokonsági és elterjedési viszonyairól, valamint sok irányú felhasználásáról. Szem előtt tartották, hogy egyrészt az egyszerűbbtől az összetettebb felé haladva a leglényegesebb kérdéseket és összefüggéseket, valamint az általános és sajátos törvényszerűségeket kiemeljék, másrészt a nagyon változatos és helyenként elvontabb mondanivaló könnyebb megértését minél kifejezőbb és – a Kiadó áldozatkészségét is dicsérő – gazdag illusztrációval elősegítsék.

Azzal a reménnyel bocsátjuk útjára e munkát, hogy céljának megfelelően a növények életének olykor nagyon bonyolult kérdéseiről és általában a növényvilágról átfogó betekintést és kellő tájékoztatást ad az érdeklődő olvasóknak.

Budapest, 1968 Sárkány Sándor

ELSŐ RÉSZ

A NÖVÉNYEK TESTÉNEK FELÉPÍTÉSE ÉS SZERVEZŐDÉSE

ÍRTÁK:

ANDRÁSFALVY ANDRÁS
FRIDVALSZKY LORÁND
GRACZA PÉTER
RÁKOSINÉ SZENTPÉTERY GABRIELLA
SÁRKÁNY SÁNDOR
STIEBER JÓZSEF
VERZÁRNÉ PETRI GIZELLA

A NÖVÉNYI SEJT FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE

A NÖVÉNYI SEJT MEGISMERÉSE

A biológia egyik alapvető megállapítása, hogy az élőlények sejtes felépítésűek. E tény alapvető jellegén az a körülmény sem változtat, hogy élettani és biokémiai kutatások – főként kémiai és fizika-kémiai módszerekkel – mélyrehatóan feltárták az életfolyamatok természetét, sokszor a molekulák, sőt atomok dimenzióiban végbemenő jelenségekig, legtöbbször anélkül, hogy tekintettel lettek volna a sejtes felépítésre. Mégsem nehéz belátnunk, hogy milyen hiányos, a valóságnak nem megfelelő képünk lenne a növényekről, ill. az állatokról, és magáról az emberről is, ha nem volnánk tudatában annak, hogy testünk számtalan, szabad szemmel nem látható – lényegét tekintve egymással azonos – egységből tevődik össze. Ezek mindegyikében külön-külön lejátszódnak mindazok a – nagyrészt kémiai természetű – folyamatok, amelyeket a fiziológia és a biokémia szövetekre, szervekre, vagy egész szervezetekre vonatkozóan állapított meg. Ezen túlmenően kimondhatjuk, hogy a sejt az a legkisebb egység, amelyre mind felépítését, mind működését tekintve az „élő" fogalma teljes joggal alkalmazható. Nyilvánvalóan mutatják ezt az egysejtű organizmusok, továbbá a szövet-, ill. sejttenyésztési kísérletek, amelyek során sok sejtű szervezetek izolált sejtjeit is sikerült életben tartani, sőt szaporodásra és fejlődésre késztetni. Ugyanakkor lényeges alkotórészeitől, pl. a sejtmagtól megfosztott sejtek, ill. elkülönített sejtkomponensek, pl. izolált kloroplasztiszok csak korlátozott ideig maradnak életben, miközben normális életműködéseik sokoldalúsága és organizáltsága tönkremegy.

Az élőlények belső felépítésének megismerése szoros összefüggésben állt a megfelelő vizsgálóeszközök és módszerek fejlődésével (1. kép). A növényi sejt felfedezése Robert *Hooke* angol természettudós nevéhez fűződik, aki a XVII. században maga készítette, kezdetleges mikroszkópjában először vette észre és írta le, hogy a parafa kicsi, szabad szemmel nem látható kamrácskákból áll, amelyeket a lép sejtjeihez való hasonlóság alapján *sejt*eknek nevezett el. Nem sokkal később *Grew* és *Malpighi* vizsgálataiból nyilvánvaló lett, hogy a növények teste sejtes szerkezetű, és hogy az egyes szervek különböző nagyságú, alakú sejtek csoportjaiból, ún. *szövetek*ből épülnek fel. A növényi sejt élő tartalmának, a protoplazmának a felismerése, valamint szerkezetének a felderítése a XIX. században *Brown*, *Schleiden*, *Mohl*, *Hofmeister*, *Nägeli*, *Strasburger* és mások munkásságának köszönhető, amely viszont szoros összefüggésben állt a mikroszkópok akkori tökéletesítésével és a mikroszkópos preparátumkészítés technikájának finomodásával, a mikrotechnika kibontakozásával (rögzítés, metszetkészítés, festés stb.). A sejttani kutatások számára új utakat nyitott a mikroszkópos vizsgáló módszerek továbbfejlesztése, elsősorban különleges mikroszkópok konstruálása révén. A fluoreszcensz mikroszkópban lehetővé vált rendkívül kis mennyiségben jelenlevő anyagok kimutatása egyes sejtkomponensekben. A fáziskontraszt-mikroszkópban felismerhetők az élő protoplazma organellumai, amelyek közönséges mikroszkópban csak rögzítés és festés után válnak szembetűnővé. Az interferencia-

mikroszkópban kvantitatív jelleggel meghatározható egyes sejtek vagy sejtalkotórészek sűrűsége, ill. szárazanyag-tartalma. Az említett vizsgálómódszereknek azonban határt szab az a körülmény, hogy a fénymikroszkóp optikai felbontóképessége – elvi okokból kifolyólag is – korlátozott, és vele a megvilágító fénysugarak hullámhosszának felénél, tehát még legjobb esetben is egymáshoz 0,2 μ-nál közelebb fekvő részletek nem különböztethetők meg. A fénymikroszkóp teljesítő képességének korlátozottságára vezethető vissza, hogy a biológiai struktúrák tanulmányozásának két nagy területe alakult ki: a mikroszkópos (fénymikroszkópos), ill. a szubmikroszkópos szerkezetkutatás, és a kettő közötti választóvonalat a fénymikroszkóp felbontó képességének már említett határa szabta meg.

A szubmikroszkópos struktúrák – vagy ahogy újabban gyakran nevezik: az ultrastruktúrák – vizsgálatára hosszú időn keresztül csupán indirekt módszerek, főként a polarizációs mikroszkópia és a röntgendiffraktográfia álltak rendelkezésre, amelyekkel nem nyerhető közvetlen kép, hanem a tapasztalható fényjelenségekből, ill. röntgensugár-elhajlási jelenségekből lehet következtetni az azokat előidéző struktúrákra. Bár ezekkel az eszközökkel egyes esetekben mint pl. a sejtfal, a keményítő és kloroplasztisz struktúrája igen mélyreható, sokszor a molekuláris szerkezetig menő eredményeket sikerült elérni, mégis a szubmikroszkópos szerkezetkutatás – e módszerek körülményessége és indirekt volta miatt – intenzitásban sokáig elmaradt a mikroszkópos struktúrák vizsgálatától. Fontos itt emlékeztetni arra a körülményre, hogy polarizációs mikroszkóppal és röntgendiffraktográffal csak olyan anyagok vizsgálhatók eredményesen, amelyeknek vagy atomos, vagy molekuláris, vagy még nagyobb, de szubmikroszkópos dimenziókban rendezett (legalábbis többé-kevésbé rendezett) szerkezetük van.

A sejtek ultrastruktúrájának behatóbb kutatása 1950 táján kezdődött, a finomszerkezetek közvetlen érzékelését lehetővé tevő elektronmikroszkópok tökéletesítése és gyors elterjedése következtében. Az elektronmikroszkóp felépítése és működése — mint ismeretes –, bár bizonyos vonatkozásokban párhuzamba állítható a fénymikroszkóppal, mégis – elvi és technikai szempontból is – lényegesen különbözik attól.

Az elektronmikroszkópban a tárgyat nem fénysugarakkal, hanem elektronsugarakkal világítják át és „képezik le". Az elektronsugarak térítése, fókuszálása és képalkotásra kényszerítése nem üveglencsékkel, hanem ún. elektronlencsékkel történik. Az elektronlencsék tulajdonképpen különlegesen szerkesztett elektromágnesek, amelyeknek erőtere téríti el a rajta áthatoló elektronsugarakat. Az elektronmikroszkópok technikai szempontból bonyolult, különleges precizitással megépített készülékek, amelyekben a katódból kilépő elektronokat 30—100 ezer voltos feszültségkülönbséggel gyorsítják, és az említett lencsékkel irányítják az elektronsugarakat. Működése közben a mikroszkóp tubusában nagy teljesítményű légszivattyúkkal magas fokú vákuumot állítanak elő, mert különben az elektronsugárzás már a levegőben elnyelődnék. Az elektronmikroszkópok optikai felbontó képessége – a katódsugarak nagyon rövid hullámhossza következtében – lényegesen jobb (átlagban százszorosan nagyobb), mint a fénymikroszkópé, és az elérhető nagyítás is lényegesen erősebb: több ezerszeres, több tízezerszeres, szükség esetén százezerszeresnél is nagyobb lehet. A korszerű, nagy teljesítményű készülékkel egymástól 2—4 Å (Ångström) távolságban levő részletek is leképezhetők külön-külön – megfelelő preparátumon.

Bár a sejtek és a szövetek finomszerkezetének tanulmányozására előállított preparátumokon, főként metszeteken, ilyen felbontás nem érhető el (az ilyen preparátumok viszonylagos vastagsága és kontraszt-szegénysége következtében), mégis az elektronmikroszkópban sokkal részletgazdagabb kép rajzolódik ki a sejtekről és a sejtorganellumokról, mint a fénymikroszkópban. Mindebből azonban nem szabad arra következtetni, hogy a fénymikroszkóp ezzel feleslegessé vált volna. A biológiai objektumok elektronmikroszkópos vizsgálata, ill. vizsgálhatósága ugyanis nagyon korlátozott, több okból ki-

folyólag is. Az elektronmikroszkóp belsejében – mint már említettük – nagyfokú vákuum van, így csak teljesen kiszárított, vízmentes, élettelen anyag helyezhető bele. A preparátumot a vizsgálat közben erős elektronsugárzás éri, amely az objektumot annyira felhevítheti, hogy az fokozatosan elszenesedik. Az elektronsugarak áthatoló képessége rendkívül csekély (ezért kell még a levegőt is eltávolítani a tubusból), és csak nagyon vékony, legfeljebb 1/10, 1/20 μ vastagságú preparátumok világíthatók át kellő mértékben. Ennek következtében a sejteket, ill. szövetdarabkákat, sőt még a baktériumokat is – ha azok belső szerkezetét kívánjuk tanulmányozni – legalább ilyen vékony, de lehetőleg még vékonyabb szeletekre kell darabolni.

Az elmondottakból következik, hogy a biológiai preparátumok előkészítése elektronmikroszkópos vizsgálatokra nagyon körülményes, és általában (eltekintve újabb kezdeményezésektől, amelyekről a későbbiekben még szólunk) élő struktúrák elektronmikroszkópban nem tanulmányozhatók. Az elektronmikroszkópos vizsgálatok sikere és eredményessége nagymértékben függ az előkészítő eljárástól, így az ultrastruktúra-kutatás kibontakozása és fejlődése a preparáló technika tökéletesítésének a függvénye volt. Az alábbiakban e módszerekről adunk áttekintést.

Kevés olyan biológiai objektum van, amely nagyságánál, vékonyságánál, ellenálló képességénél és kontrasztosságánál fogva különösebb előkészítés nélkül elektronmikroszkópban vizsgálható. A kovamoszatok (*Diatomák*) sejtfalának szerkezete pl. – ha a fénymikroszkópiában szokásos módon tisztítjuk a sejteket, azaz a protoplazmát eltávolítjuk – jól tanulmányozható elektronmikroszkópban, és nem kell mást tenni, mint az ilyen kovahéjakat tartalmazó vizes szuszpenzióból egy cseppet a tárgytartó rácson levő hordozó hártyára cseppenteni, és beszáradás után az elektronmikroszkópba helyezni. (2. kép, a, b).

A belső szerkezet tanulmányozása – éppúgy, mint a fénymikroszkópos vizsgálatokban is – metszeteken valósítható meg (2. kép, c). Az elektronmikroszkópos vizsgálatok céljára azonban csak rendkívül vékony, néhány száz Å vastagságú, ún. ultravékony metszetek felelnek meg, amelyek elkészítése különleges beágyazó anyagok használatát követeli meg. A fénymikroszkópos technikában szokásos paraffin-beágyazás itt teljesen alkalmatlan. A beágyazást megelőzően pedig rendkívül fontos a kíméletes, jó rögzítés. A klasszikus mikrotechnikában használatos rögzítőszerek (*Carnoy*-féle folyadék, *Bouin*-rögzítő, *Flemming*-féle keverék stb.) olyan strukturális elváltozásokat hoznak létre a protoplazmában, amelyek már fénymikroszkópban is láthatók, így az elektronmikroszkópos vizsgálat számára teljesen alkalmatlanok. A részletes módszertani tanulmányok szerint először az ozmiumsav 1—2%-os vizes oldata bizonyult jó rögzítőszernek, azonban csak akkor, ha megfelelő pufferrel, a savasságát közömbösítették, és a p_H-értékét 7—7,2 körülire állították be. A továbbiakban a káliumpermanganát 2—4%-os vizes oldata, legújabban pedig a *glutáraldehid* pufferolt oldata bizonyult igen kíméletes fixálószernek. Az említett anyagoknak a jó szerkezetmegőrző hatása azzal magyarázható, hogy nem idézik elő a fehérjék durva kicsapódását, hanem a polipeptid-láncok oldalcsoportjaihoz kötődve azokat egymással összekapcsolják – részben ugyanazon polipeptid láncon belül, részben a szomszédos láncok között. Ilyen módon többé-kevésbé stabilizálják a plazmafehérjék struktúráját, egyben rögzítik a lipoidokban gazdag plazmahártyákat is oly mértékben, hogy a további mikrotechnikai eljárások során e struktúrák lényegében már nem változnak.

A további preparálásnak elvileg lényeges mozzanata a beágyazás, amelyet azonban meg kell előznie a rögzítőszer kimosásának (abban a pufferoldatban, amelyben a rögzítőanyag is oldva volt), majd a teljes víztelenítésnek, mert az elektronmikroszkópos beágyazásokhoz használatos anyagok többsége vízben nem oldódik. A víztelenítés a fénymikroszkópos technikából ismert módon egyre töményebb alkohol- vagy acetonsorozaton keresztül történik.

Ultravékony metszetek készítésére sem a paraffin sem a celloidin nem alkalmas, és elő-

ször a metakrilátban (plexiüveg) találtak olyan anyagra, amely a vizsgálandó objektum átitatására, majd ultravékony metszet készítésére megfelelő. Butil-metakrilát és metil-metakrilát megfelelő arányú keverékéből olyan folyékony monomer állítható elő, amely az alkoholos víztelenítés után átitatja az objektumot, majd katalizátor (benzoilperoxid) hozzáadására (60 C°-os termosztátban) polimerizálódik, és kellő keménységű, körömmel még karcolható blokká szilárdul. E blokk alkalmas arra, hogy belőle – a benne levő anyaggal együtt – kívánt vastagságú metszeteket készíthessünk. Újabban különböző műgyantákat használnak ilyen célra, amelyek közül leginkább az *araldit* vált be.

Az ultravékony metszetek előállítására a közönséges mikrotómok sem felelnek meg, sem a kés minőségét, sem pedig a metszetvastagságot szabályozó berendezésüket illetően. Az ún. ultramikrotómokban a metszetvastagság szabályozása vagy különleges mechanikus előtolással történik, vagy pedig – az ultramikrotómok legtöbbje ilyen – hőkitáguláson alapszik. Az utóbbi esetben a mikrotómnak a metszendő blokkot tartó részét elektromos úton melegítik, és a bekövetkező hőkitágulás közelíti a blokkot a késhez. A metszet vastagságát a melegítés mértékével, ill. a két metszés közötti időtartam változtatásával lehet szabályozni. Olyan tökéletes élű fémkést, amellyel a kívánt vékonyságú metszetek levághatók, körülményes készíteni, ezért a gyakorlatban sokkal inkább beváltak az üvegkések, amelyeket 5—6 mm vastagságú üveglapokból állítanak elő, közvetlenül a használat előtt töréssel. Szerencsés esetben a törési élek olyan tökéletesek lesznek, hogy a mikrotómba fogott üvegkésekkel viszonylag könnyen készíthetők néhány száz Å vastagságú metszetek. A blokkról levágott metszetek a késre erősített kádban levő vizes alkohol felületére úsznak rá, ahol vastagságuk a keletkező interferencia színek alapján jól megítélhető – sztereomikroszkópon át nézve. A vöröses és sárgás színű metszetek túl vastagok. Legjobbak a halványkék és a szürke színben játszók. A megfelelő vastagságú metszeteket, csipeszbe fogott, és előzetesen hordozó hártyával ellátott, finom fémhálóval, ún. tárgytartó ráccsal emelik ki, amelyek megszáradás után a ráccsal együtt az elektronmikroszkópba vihetők.

Az ultravékony metszetek elektronmikroszkópos vizsgálata során lényeges kérdés, hogy az egyes sejtorganellumok és protoplazma-részek eltérően engedjék át, ill. nyeljék el az elektronsugarakat, mert egyébként nem különböztethetők meg egymástól (2. kép, c). Az egyes sejtkomponensek elektron-elnyelő képessége eredetileg nagyon hasonló, s így mindig szükség van arra, hogy megfelelő kontrasztosító anyagok bevitelével az egyes komponensek között ilyen szempontból lényeges különbségeket hozzanak létre. Ez az eljárás elvileg lényegében megfelel a fénymikroszkópos technikában szokásos festési eljárásoknak. Úgynevezett elektronfestést olyan anyagokkal lehet elérni, amelyek viszonylag nagy atomsúlyúak, s így az elektronokat nagymértékben elnyelik. Az ozmiumsavas rögzítő használata ezért is előnyös, mert nemcsak a plazma finomszerkezetét őrzi meg, hanem a nagy atomsúlyú ozmium szelektíve felhalmozódik a lipoidokban, tehát a különböző plazmamembránokban, valamint a riboszómákban. Ilyen módon az ozmiumsavas rögzítés egyúttal elektronfestést is eredményez, és az említett sejtkomponenseket – mint sötéten feltűnő részleteket – jól láthatóvá teszi. Más rögzítőszerek, főként a glutáraldehid használata után célszerű a kontrasztosság fokozása céljából vagy ozmiumsavoldattal, vagy más nehézfémet tartalmazó oldattal (pl. foszforwolframsav, uranilacetát, ólomcitrát stb.) kezelni a metszeteket.

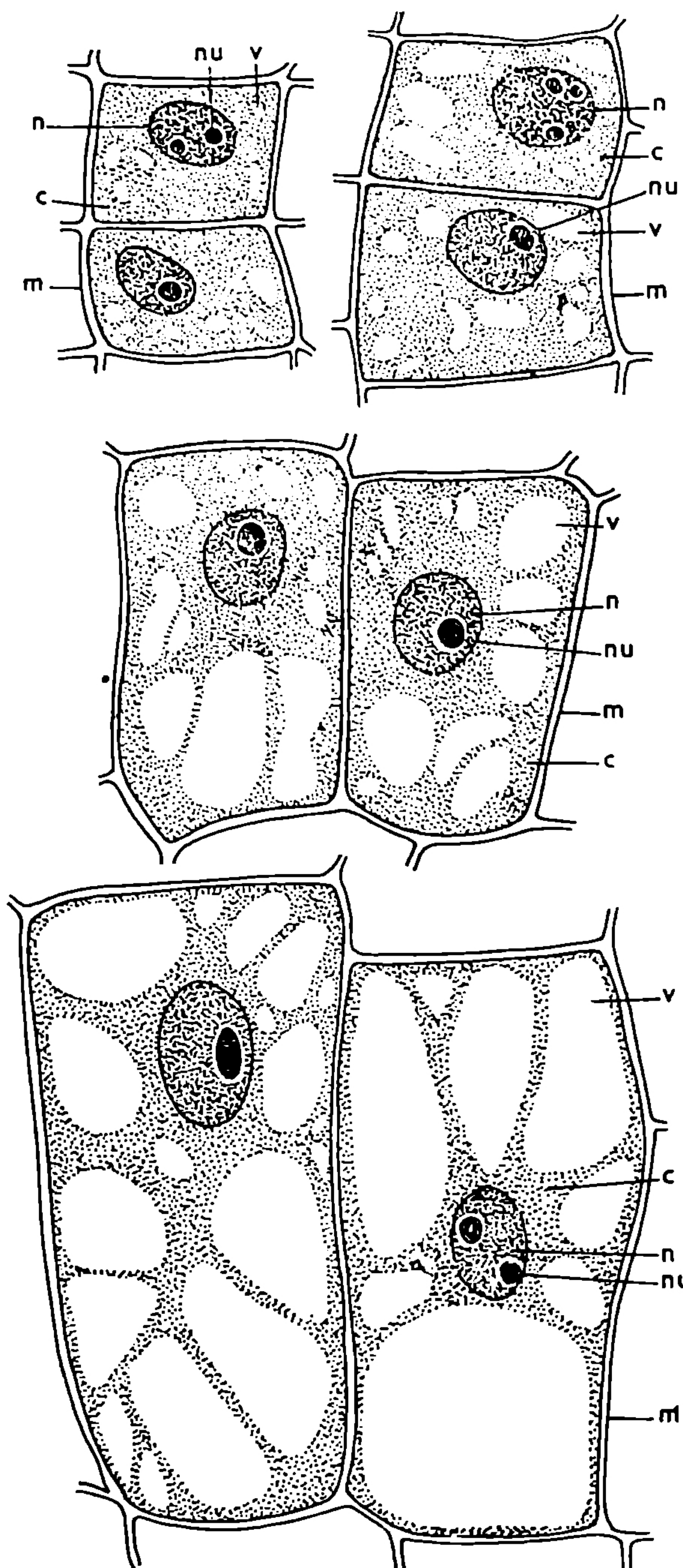
Mint már említettük, történtek olyan kezdeményezések, amelyek *élősejtek vizsgálatát* igyekeztek lehetővé tenni. E tekintetben legbiztatóbbak azok a kísérletek, amelyek az ún. fagyasztásos szárítást használják fel erre a célra. A fagyasztásos szárítás mint fizikai rögzítésmódszer is számításba jön, szemben az általánosan használt kémiai rögzítésekkel. A fagyasztásos szárítás lényege, hogy az élő, tehát nagy mennyiségű vizet tartalmazó sejtet oly gyorsan és oly erősen (—200 C° körülire) hűtik le – pl. folyékony levegővel –,

hogy a sejtben levő víz nem tud kikristályosodni, hanem amorf állapotban fagy meg. Ilyen módon a jégkristályok képződésének megakadályozásával elkerülhető, hogy a protoplazma elroncsolódjék. Elvileg is nagyon lényeges az a megállapítás, hogy az ilyen nagyon alacsony hőmérsékleten levő sejt protoplazmája nem veszti el életképességét, csupán gyakorlatilag szünetelnek az életfolyamatok (az enzimek működése), és – kellő elővigyázattal hajtva végre a kísérletet — a felmelegítés után a sejt normálisan folytatja élettevékenységét. Az élő sejt belső szerkezetéről most már oly módon próbáltak meg képet nyerni, hogy a mélyen lehűtött és amorf jeget tartalmazó sejtet elvágták, amelynek révén a vágási felületen a sejt belső tartalma a felszínre került. Ezután nagyfokú vákuumot létesítettek, amelynek hatására – az élőnek tekinthető sejtből – az amorf jég elszublimált. A továbbiakban hártyalevonatot ún. *replikát* készítettek a sejt vágási felületéről, amely az amorf jég eltávozása következtében már egyenetlenné vált. Az így nyert replikát vizsgálták elektronmikroszkópban, amely voltaképpen a víztelenített sejt belső struktúráját mutatta (2. kép, d).

Lényeges, hogy az így készült preparátumokon nagyrészt felismerhetők mindazok a sejtorganellumok és protoplazma-komponensek, amelyek a kémiailag rögzített és ultravékony metszéssel előállított preparátumokban megtalálhatók. Mindez arra vall, hogy az ultravékony metszési technika során is olyan struktúrák láthatók az elektronmikroszkópban, amelyek – ha nem is teljes finomságukban, de lényegükben – megegyeznek az élő állapottal. Másrészt, ezeket a kísérleteket és törekvéseket határozott eredménynek tekinthetjük arra vonatkozóan, hogy maga az élő sejtstruktúra is hozzáférhetővé válhatott az elektronmikroszkópos vizsgálatok számára.

A NÖVÉNYI SEJT ORGANIZÁCIÓJA

Ha a növényi sejt felépítéséről a valóságnak megfelelő képet kívánunk szerezni, célszerű élő, sértetlen sejteket tanulmányoznunk. A mikroszkópba nézve, először rendszerint a sejtfal tűnik szembe, amely a növényi sejt egyik jellegzetessége az állati sejttel szemben, amelynek nincs fala. Az élettelennek tekinthető, meglehetősen szilárd, főként cellulóz állományú, vékonyabb vagy vastagabb sejtfal szigorúan meghatározza a sejt alakját, elhatárolja a sejtet a környezettől, szövetállományban pedig a szomszédos sejtektől. A növényi sejt lényegét azonban az élő tartalom, a *protoplazma* alkotja, s a falat is az élő plazma hozza létre. A kémiai szempontból főleg fehérjékből álló, többé-kevésbé folyékony állapotú protoplazma közönséges mikroszkópban csak halványan látszik, mivel fénytörése csekély, ami nagy víztartalmával függ össze. Fáziskontraszt-mikroszkópban sokkal szembetűnőbb. A protoplazma szerkezetileg nem egységes, hanem – mint ismeretes – elkülönül egy többnyire gömbölyű, dezoxiribonukleinsav-tartalmú *sejtmag*ra, amely elsősorban a sejt szaporodási, fejlődési és öröklődési folyamatait irányítja, továbbá határozott alakkal már nem rendelkező citoplazmára, melyben főként az anyagcsere-folyamatok zajlanak. A növények még fiatal sejtjeiben a citoplazma nagyrészt kitölti a sejt belsejét, azonban már ekkor is tartalmaz különböző anyagokkal, főként sejtnedvvel telt üregeket, ún. *sejtnedvvakuólum*okat. A sejtek differenciálódása során ezek rendszerint erősen növekednek, gyakran eredeti térfogatuk sokszorosára, ezzel együtt feltűnően megnagyobbodnak és mindinkább egybeolvadnak (1. ábra). A kifejlett, differenciálódott sejtre végül az jellemző, hogy a citoplazma részint a sejtfal mentén helyezkedik el mint *plazmatömlő*, részint a



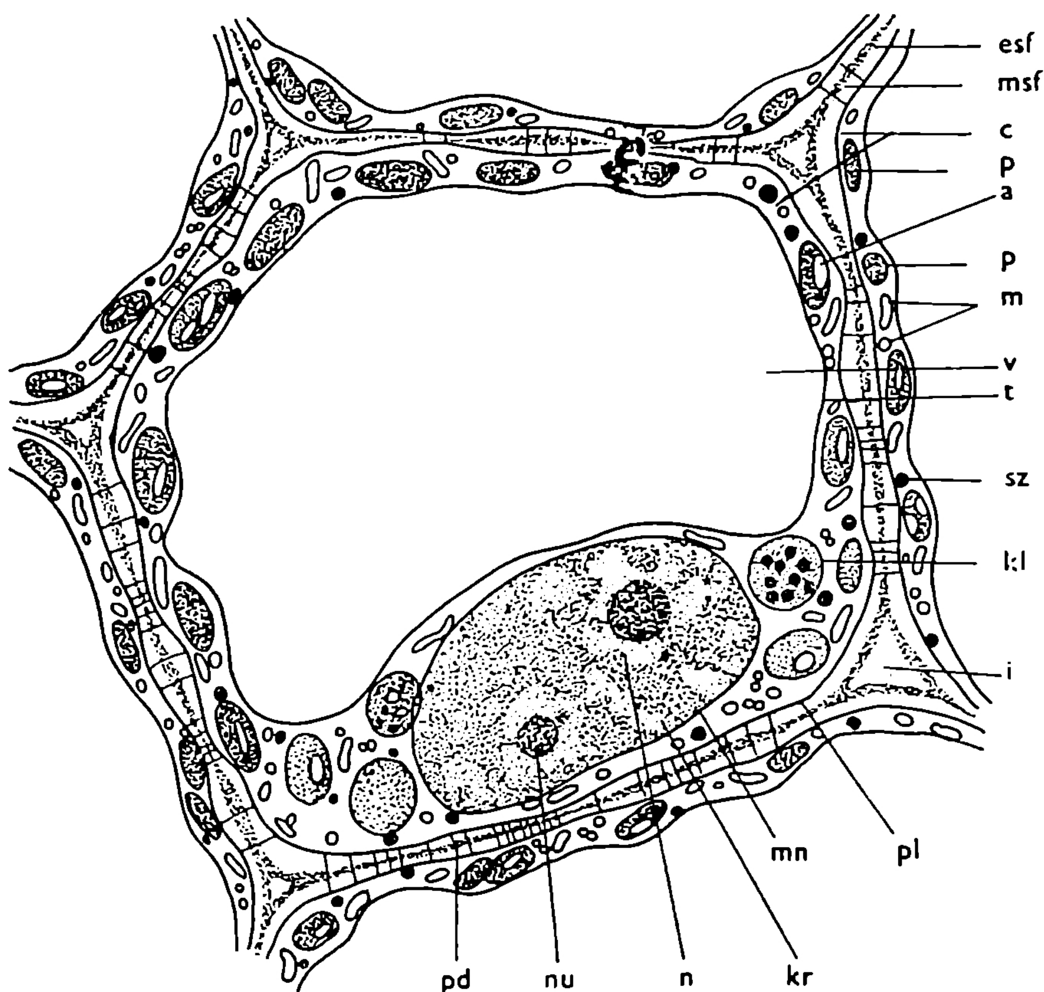
1. ábra. A növényi sejt fejlődésének és a citoplazma vakuolizálódásának különböző stádiumai: n – sejtmag (nukleusz); nu – sejtmagvacska (nukleólusz); c – citoplazma (cytoplasma); v – vakuólum; m – sejtfal

vakuólumok között áthúzódó *plazmaszálak* formájában látható. Olykor már plazmaszálak sincsenek, és a fal menti plazmatömlő egyetlen nagy központi vakuólumot vesz körül. A sejtmag mindig a citoplazmában van – vagy a fal mentén, vagy a vakuólumok között áthúzódó citoplazmaszálakkal mintegy felfüggesztve a sejt közepe táján. Maga a citoplazma sem egységes, hanem alapállományra és abban elhelyezkedő ún. *citoplazma-organellumok*ra különül (2. ábra). A növényi sejtek sajátságos szervecskéi a *színtestek* (plasztiszok), amelyeket a sejtmag és a citoplazma mellett mint harmadik élő sejtalkotórészt szoktak emlegetni. Hangsúlyoznunk kell azonban, hogy a színtestek is mindig a citoplazmában foglalnak helyet. Egysejtű moszatoknak, hím ivarsejteknek, rajzóspóráknak – amelyek aktív helyváltoztató mozgást végeznek – *ostoruk, vagy csillangóik* képződnek. Ezek a citoplazma különleges differenciálódott, gyors összehúzódásra képes függelékeinek tekinthetők.

A fenti vázlatos áttekintés után a következőkben behatóbban foglalkozunk a növényi sejt alkotórészeinek struktúrájával, érintve azok differenciálódását, fejlődését és funkcióját is.

A SEJTMAG

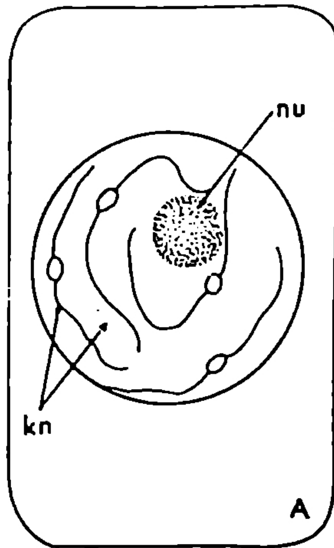
Robert *Brown* angol botanikus írta le először, 1831-ben, hogy kosborfélék *(Orchideaceae)* epidermiszének sejtjeiben gömbölyded testecskét talált. Később közölte, hogy e képződmények más szövetek sejtjeiben is gyakran megtalálhatók. Lé-

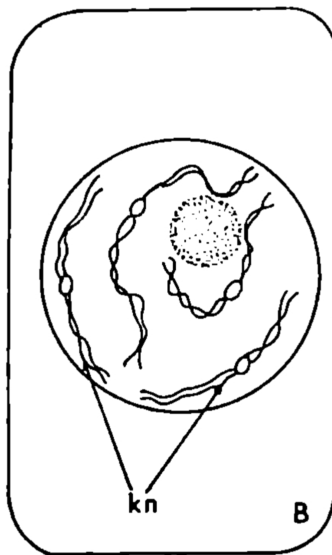


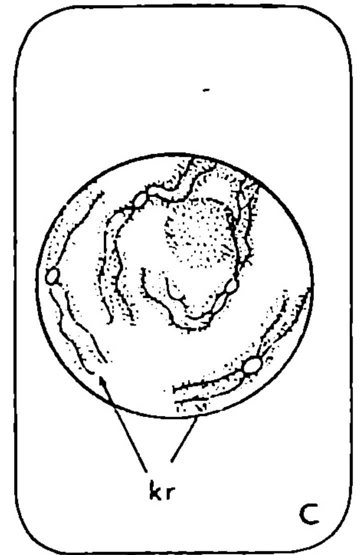
2. ábra. A növényi sejt fénymikroszkóppal felismerhető struktúrája és alkotórészei: esf – elsődleges sejtfal; msf – másodlagos sejtfal; i – sejtközötti üreg (intercelluláris); c – citoplazma; pl – plazmalemma; pd – plazmodesma; t – tonoplaszt; n – sejtmag; nu – sejtmagvacska; mn – sejtmaghártya; kr – kromoszóma; m – mitochondrium; sz – szferoszóma; p – plasztisz; kl – kloroplasztisz; a keményítőt tartalmazó plasztisz

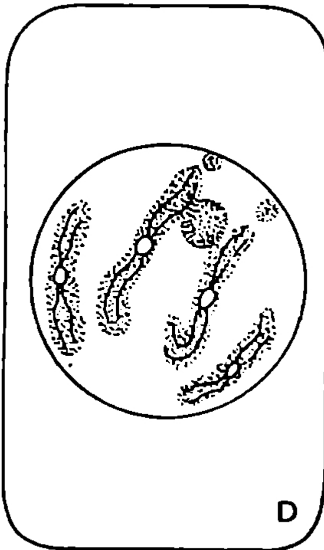
nyegéről azonban még semmit nem tudott; valamiféle összetömörült nyálkaanyagnak tartotta. Az a rendkívüli érdeklődés, amely e sejtmagnak (nukleusz) elnevezett organellum iránt néhány évtized múltán megnyilvánult, elsősorban annak a felismerésnek köszönhető, hogy a sejtmag különös szerepet játszik a sejt szaporodásában, és a sejtosztódást mindig megelőzi a magosztódás.

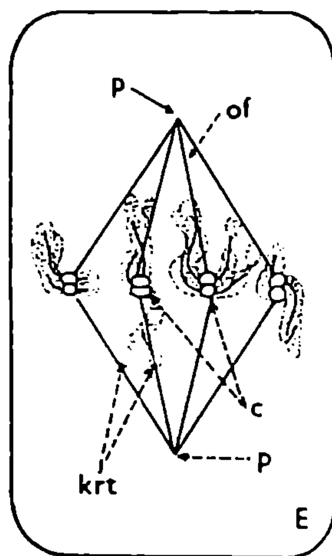
Az élő sejtben többnyire halványan látható, néha alig észrevehető, mivel fénytörése csak kevéssé különbözik a citoplazmáétól (3/a. kép). Fáziskontraszt-mikroszkópban azonban környezeténél sötétebb, s így jól szembetűnik (3/b. kép). Számos festési eljárást dolgoztak ki, amellyel intenzíven színezhető – főként karminnal, hematoxilinnal és bázikus anilinfestékekkel festhető. A megfestett sejtmagon különösen feltűnik, hogy szerkezete nem homogén (3/c. kép). Benne, nem festődő alapállományba ágyazódva, szemcsés vagy fonalas struktúra, az ún. *kromatin* ismerhető fel, amelynek vannak erősebben festődő *heterokromatikus*, és kevésbé festődő *eukromatikus* részei. Emellett a sejtmagban mindig kimutatható egy vagy két gömbölyded test, a *sejtmagvacska (nukleólusz)*, amely eltérően festődik. Mindezeken túlmenően már a fénymikroszkópos megfigyelések arra engedtek következtetni, hogy sejtmaghártya is létezik, amely a sejtmagot elválasztja a citoplazmától.

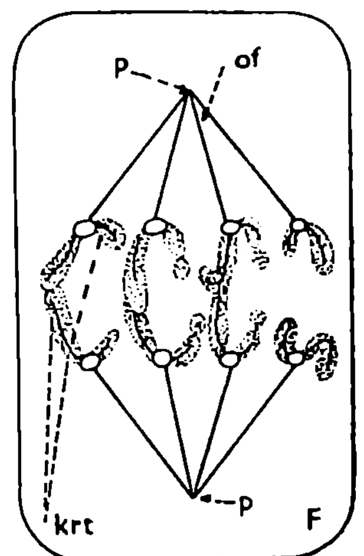

nu
kn
A

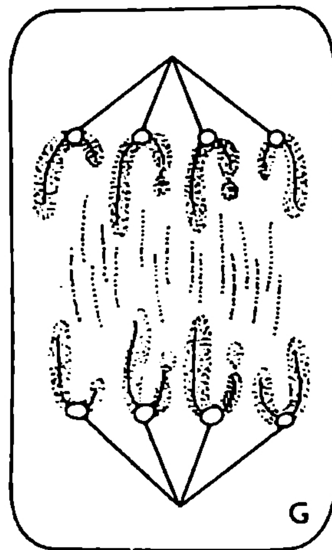

kn
B

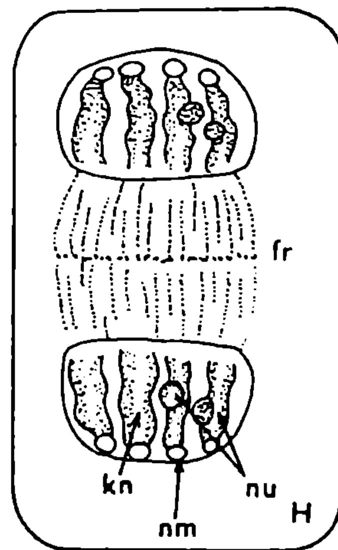

kr
C


D


p
of
c
krt
p
E


p
of
krt
p
F


G


fr
kn
nu
nm
H

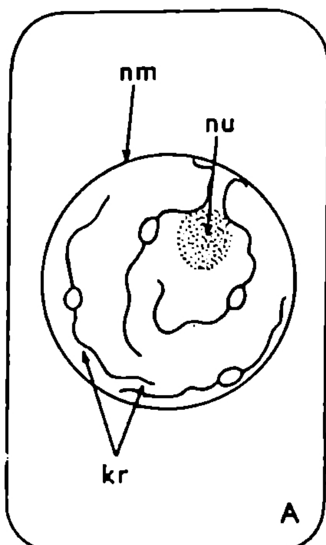
Megemlítjük, hogy ultravékony metszeteken, elektronmikroszkópban a maghártya létezését valóban kimutatták, sőt megállapították, hogy két rétegből épül fel, és rajta pórusok vannak (11. és 14. kép). Érdekesnek mondható, hogy ettől eltekintve az elektronmikroszkópos vizsgálatok nemigen nyújtottak lényegbevágó újabb eredményeket a sejtmag struktúrájára vonatkozólag, a fénymikroszkópos megállapításokhoz képest.

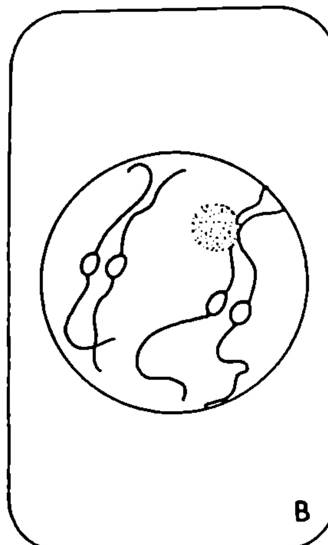
A sejtmag természetének megismerését jelentősen vitték előre a kémiai jellegű vizsgálatok, amelyeket részben izolált sejtmagvakon, részben pedig rögzített és festett, sőt élő sejteken végeztek citokémiai, citospektrofotometriai és autoradiográfiás módszerekkel. Mindezek révén kiderült, hogy a sejtmag legfontosabb és legjellemzőbb anyaga a *dezoxiribonukleinsav* (DNS), amely speciális fehérjékkel együtt a kromatin állományt alkotja. Emellett a sejtmagban, főleg a nukleóluszban, *ribonukleinsav* is van, amely viszont a citoplazmában is megtalálható. A nagy nukleinsav-tartalommal függ össze egyébként a sejtmagnak az a sajátsága, hogy bázikus festékekkel festődik. A dezoxiribonukleinsavnak pedig specifikus kimutatási módja a *Feulgen-reakció*, amelynek során a festés bázikus (lúgos) fuxinnal történik.

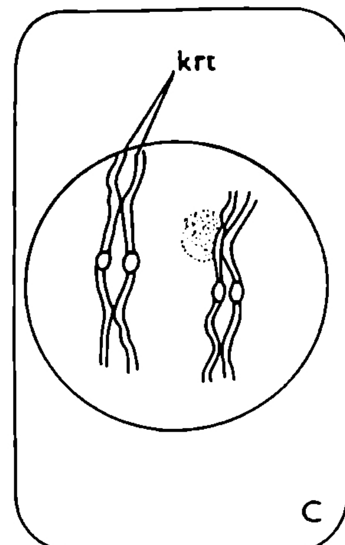
A fentiekben ismertetett struktúra az ún. „nyugvó" magra vonatkozik, amelyik tehát nem osztódik. Helyesebb az „interfázisos" mag elnevezés, mivel a „nyugvó" mag nagyon is élénk tevékenységet fejt ki a sejt életműködéseinek irányításában. Feltűnően megváltozik azonban a mag struktúrája a sejt osztódásakor, amelyet voltaképpen megelőz a *kromoszóma-számtartó magosztódás (mitózis)* bonyolult folyamata (3. ábra és 4. kép). Ennek mechanizmusa röviden az alábbiakban vázolható. A sejtmagban, amely addig homogénnak vagy finoman szemcsézettnek tűnt, a kromatin-állomány egyre inkább összegombolyodott fonalzatnak látszik. Rövidesen az is kiderül, hogy a fonálzat nem összefüggő, hanem a fajra jellemző számú darabokból, ún. *kromoszómák*ból áll, amelyek mindinkább rövidülnek és vastagodnak (profázis). Itt említjük meg, hogy közben a mag és a citoplazma éles elhatárolódása megszűnik, és a citoplazmában orsó alakú finom fonálrendszer, az ún. *magorsó* alakul ki. A továbbiakban a kromoszómák a magorsó egyenlítői síkjába rendeződnek, és ekkor jól látható rajtuk, hogy mindegyik hosszában kettéhasadt, helyesebben mondva, megkettőződött (metafázis). Ezután minden megkettőződött kromoszóma egyik fele az egyik, másik fele a másik pólus felé vándorol, valószínűleg a magorsó-fonalak húzó hatása következtében. A pólusok felé vándorló fél-kromoszómákat *kromatidák*nak is nevezik. Végül a pólusokra érkezett kromoszómákból, a profázisban megfigyeltekkel ellentétes folyamat révén fokozatosan két új sejtmag keletkezik (telofázis). A mitózis sajátságos mechanizmusa tehát azzal a következménnyel jár, hogy a keletkező két új sejt ugyanannyi kromoszómát tartalmaz és lényegében ugyanazokat, mint az anyasejt. Ezért nevezik a magosztódásnak ezt a formáját *számtartó osztódás*nak is.

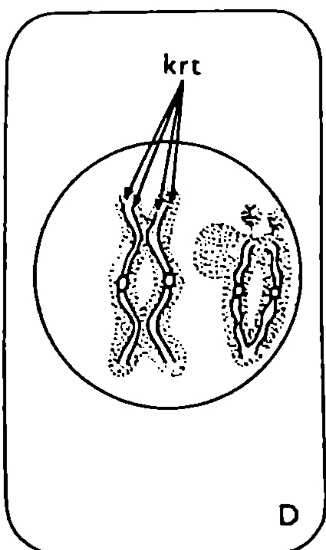
Az ún. meiosspórák keletkezésekor a magosztódás olyan sajátságos mechanizmus szerint megy végbe, amely azt eredményezi, hogy a keletkező utódsejtekben csak feleannyi kromo-

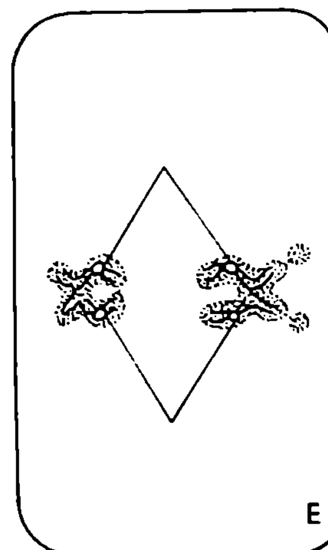
◀ *3. ábra.* A mitózis vázlata: A – interfázis a kromoszómák megkettőződése előtt; B – interfázis a kromoszómák kettőződése után (az interfázisban a kromoszómák rendszerint még nem láthatók); C – korai profázis: a kromoszómák rövidülni és vastagodni kezdenek, így láthatókká válnak; D – késői profázis, a kromoszómák tovább vastagodva jól felismerhetők: a magvacska még megvan; E – metafázis: a maghártya eltűnt, a kettős kromoszómák (kromatida-párok) a citoplazmában kialakult magorsó középsíkjában helyezkedtek el; F – anafázis: A kromatidák egymástól elváltak és a magorsó fonalainak húzó hatására a pólusok felé vándorolnak; G – telofázis; a kromoszómák a pólusokhoz érkeznek; H – interfázis következik ismét a maghártya kialakulásával (a kromoszómák elvékonyodva ismét láthatatlanokká válnak); kn – interfázisos kromoszóma (kromonéma); nu – sejtmagvacska (nukleólusz); nm – sejtmaghártya; kr – kromoszóma; krt – kromatida; c– centromer; p – pólus ; of – a magorsó fonalai

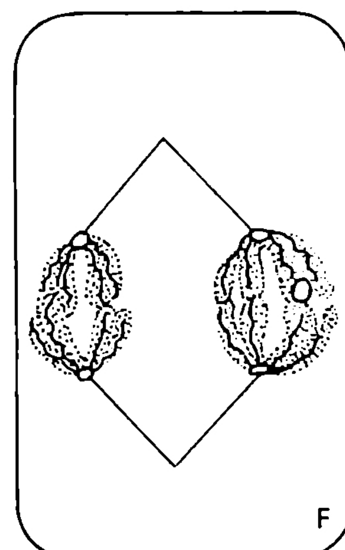

nm
nu
kr
A

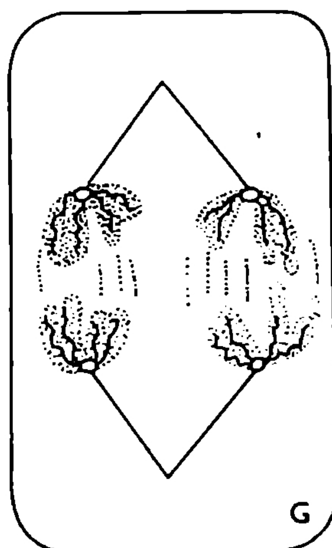

B

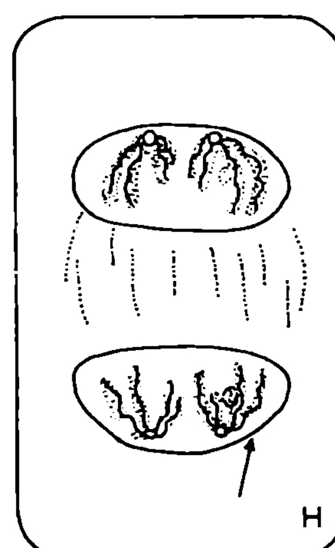

krt
C

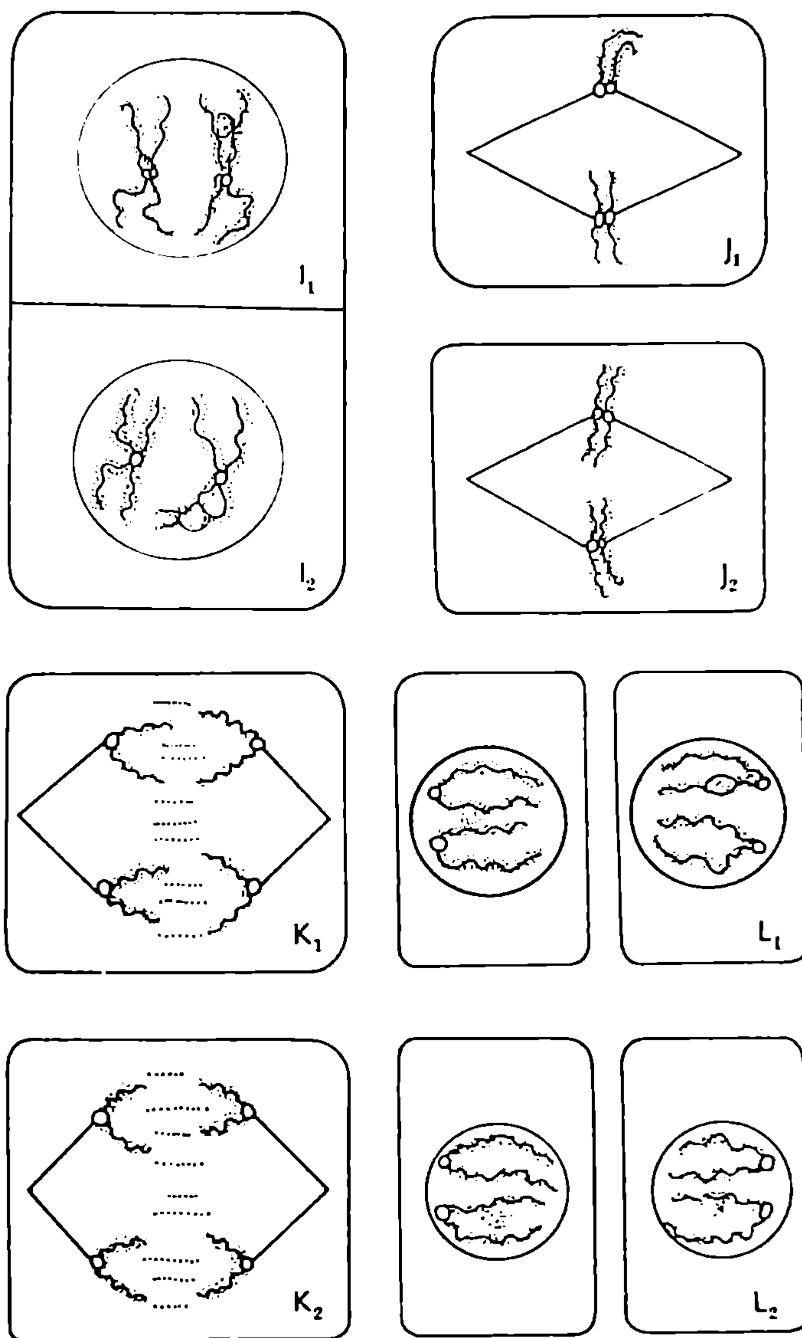

krt
D


E


F


G


H



4. ábra. A meiózis (redukciós magosztódás) vázlata: A – interfázisban levő, négy kromoszómát tartalmazó sejtmag; B – a profázisban a homológ kromoszómák párosodnak, majd C – megkettőződnek, és D – egyes pontokon egymáshoz tapadnak; E – a metafázisban a kromoszóma-párok (itt két pár, amelyek mindegyike már négy kromatidából áll) a magorsó középsíkjában rendeződnek; F – az anafázisban a párok tagjai elválnak egymástól és teljes (két kromatidából álló) kromoszómák vándorolnak a pólusok felé; G – a pólusokra érkezés után, H – fele kromoszómaszámmal (ebben az esetben két kromoszómával) rendelkező, ún. haploid sejtmagok alakulnak ki. A továbbiakban (I–L) mindkét haploid mag mitótikusan (azaz számtartóan) osztódik egymás mellett, s így négy haploid sejtmag, ill. sejt keletkezik (kr – kromoszóma; krt – kromatida; nm – maghártya; nu – sejtmagvacska)

szóma lesz. Ez a *kromoszóma – számcsökkentő vagy redukciós osztódás (meiózis)*. A kromoszóma-szám redukciója oly módon következik be (4. ábra; 5. kép), hogy a meiózis profázisában két-két, egymásnak megfelelő kromoszóma (homológ kromoszómák) párba áll, és az első anafázisban a párok tagjai, tehát teljes kromoszómák válnak el egymástól. Ezt rendszerint még egy osztódás követi, s így a redukciós osztódás eredményeként négy félkromoszómaszámú (ún. haploid) sejt keletkezik. Az örökléstani kutatások eredményeinek későbbi párhuzamba állítása a sejttani folyamatokkal: új tudományág, a citogenetika kialakulását eredményezte, amely nemcsak azt igazolta, hogy a sejtmag döntő szerepet játszik a tulajdonságok átörökítésében, hanem sok esetben az örökítő tényezők (a gének) helyét is megállapította a kromoszómákban.

Fontos körülmény, hogy a sejtmagosztódás folyamata, amelyet rögzített és festett pre-

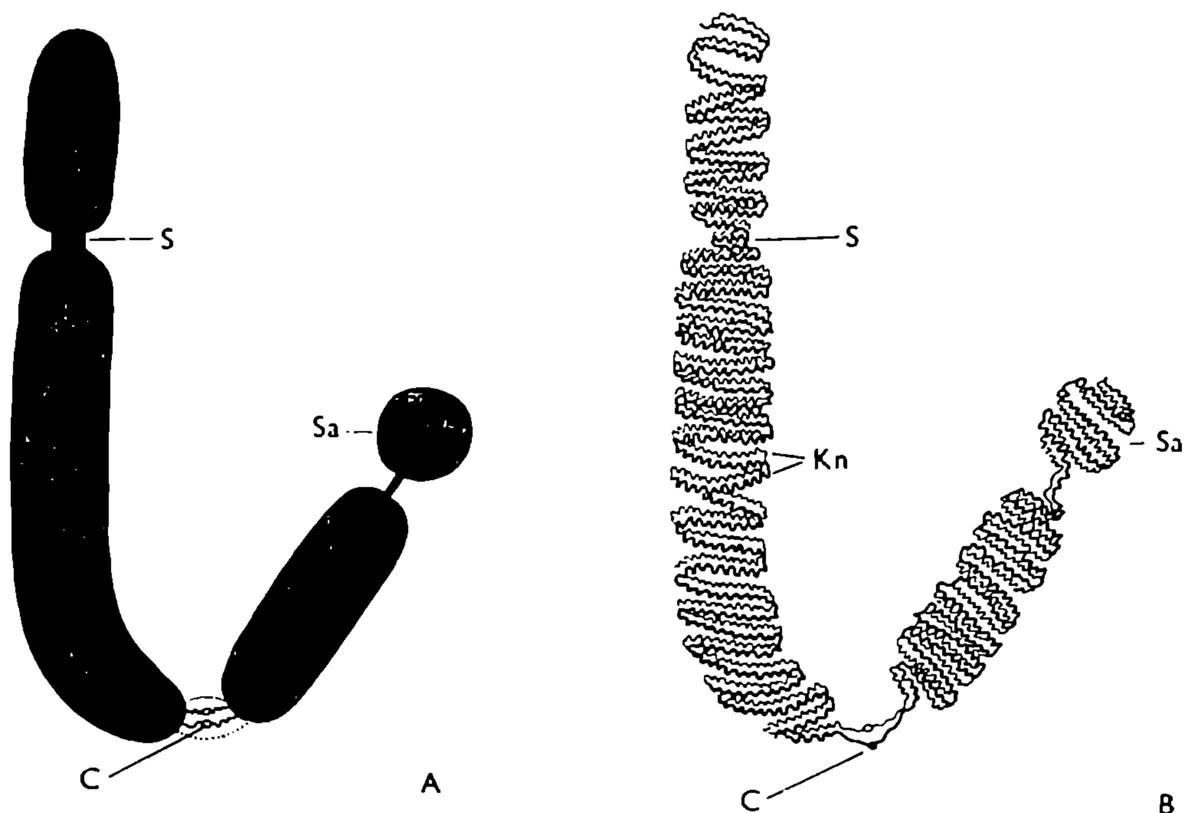
parátumokban talált különböző stádiumok megfigyelése alapján rekonstruáltak, alkalmas objektumon – pl. a *Tradescantia* növény porzószálain fejlődő szőrök sejtjeiben és a bőrszövet sejtjeiben (6. kép) – élő állapotban, természetes lefolyásában is tanulmányozható. Bár a kromoszómák ilyenkor sokkal halványabban látszanak mint a festett készítményekben, különösen fáziskontraszt-mikroszkópban azonban mégis észlelhetők és időről időre követhető változásuk, ill. elmozdulásuk. A mitózis során végbemenő átalakulás és kromoszómák mozgása azonban úgy tehető közvetlenül érzékelhetővé, ha a folyamatot mikroszkópon keresztül filmezik, mégpedig oly módon, hogy másodpercenként csak egy-két felvételt készítenek. Ha az így készült filmet normális sebességgel (másodpercenként 24 kép) levetítik, akkor a hosszú, esetleg több órás folyamat a vetítővásznon lényegesen felgyorsítva, egy-két perc alatt pereg le, és a mozgások szemmel láthatók.

Az élő objektumokon végzett vizsgálatokkal megállapítható volt, hogy egy-egy mitózis teljes időtartama többnyire 1—3 óra. Leghosszabb a profázis, amely a teljes időtartamnak kb. a felét vagy kétharmadát teszi ki. Viszonylag rövid ideig tart a metafázis, és méginkább az anafázis, azaz a kromoszómáknak a pólusokra történő vándorlása. Ez utóbbi rendszerint csak néhány percet vesz igénybe. A telofázis, az új sejtmagok kialakulása, hosszabb időt: fél–egy órát igényel. Két magosztódás közötti szakasz, az ún. interfázis, ha erősen merisztematikus (osztódó) sejtről van szó (l. 48. old.), esetleg csak egy-két óra.

Osztódó sejtek élő állapotban történő tanulmányozása lényeges megállapításokhoz vezetett a magorsó létezését illetően is, amelynek — mint említettük — fontos szerepet tulajdonítanak a kromoszómák anafázisos mozgásában. A magorsófonalat, amelynek egy része a kromoszómák centromérjéhez tapadva mint húzófonál működne, sokáig csak rögzített és festett preparátumokon sikerült láthatóvá tenni (7. kép), és a legutóbbi időkig elektronmikroszkópban sem volt kimutatható ilyenféle képződmény. Mindez kétségessé tette a magorsó létezését, ill. azt a gyanút keltette, hogy a festett preparátumokban látott fonálrendszer esetleg műtermék. E vizsgálatok céljára különösen érzékennyé tett polarizációs mikroszkópban azonban egyes esetekben élő és osztodó sejtekről sikerült olyan fényképfelvételeket készíteni, amelyekben a feltételezett magorsó helyén pozitív kettőstörés észlelhető, anizotróp fonálrendszer benyomását keltve. Az osztódás során tehát valóban léteznek szubmikroszkópos vékonyságú, valószínűen citoplazmatikus eredetű fonalak, amelyek – mint a pozitív kettőstörés jelzi – molekuláris szerkezetüket tekintve rostos felépítésűek, és ez az ultrastrukturális sajátságuk párhuzamba állítható feltételezett kontraktilitásukkal. A rögzített és festett preparátumok magorsója nyilván a szubmikroszkópos fehérjestruktúra kicsapódott és eldurvult maradványa. Az utóbbi években a rögzítési technika finomításával, elektronmikroszkóposan is sikerült kimutatni rostos struktúrát (ún. *mikrotubulusokat)* a mitotikus térben (8. kép). Megemlítjük, hogy híg kolchicin-oldattal a magorsó kialakulása és ezzel a mitózis normális lefolyása (ti. a kromoszómáknak a pólusokra való vándorlása) meggátolható. Így többszörös kromoszóma-garnitúrájú, ún. poliploid sejtek keletkezhetnek. A kolchicin – minden jel szerint – rostos, gél állapotú fehérjestruktúrák kialakulását akadályozza meg.

Sokat vitatott probléma volt – és ma sem teljesen megoldott kérdés – az osztódó és nem osztódó sejtmag struktúrájának egymáshoz való viszonya. Különösen az interfázisos sejtmag szerkezete okozott sok gondot, amely hol teljesen homogénnak, hol finoman szemcsézettnek (kromatin állomány) látszik. Ma már biztosra vehető, hogy a sejtmag állományát lényegében a kromoszómák alkotják, és az interfázisos sejtmag szerkezetét is a kromoszóma-struktúra, ill. az ebben bekövetkező változások alapján lehet csak megérteni.

A kromoszóma fogalom hallatára leginkább az osztódás metafázisának képe idéződik fel előttünk, ahol a kromoszómák *V* betű vagy patkó alakban meggörbült, hosszúkás testekként egymástól jól elkülönülten, szabályosan, csillag alakban rendeződnek a magorsó ekvatoriális (egyenlítői) síkjában (5. ábra, A). Ilyen állapotban a kromoszóma belső, finomabb



5. ábra. A – anafázisos kromoszóma tagolódása; B – a kromonémák felcsavarodása a kromoszómában; C – elsődleges befűződés a centromérrel; s – másodlagos befűződés; sa – szatellita; kn – kromonéma

szerkezetéből majdnem semmi sem látható, nagyon jól feltűnik azonban, hogy egy elvékonyodás, az ún. elsődleges befűződés *(centromér)*, két karra tagolja a kromoszómát. A centromér helyétől függ a két kar egymáshoz viszonyított hossza. És hogy az elsődleges befűződés helye nem valami véletlen, az kiderül abból, hogy egy növényfaj (vagy állatfaj) bármely sejtjében végbemenő mitózis metafázisában – egy ideig – e sajátosságáról mindegyik kromoszóma felismerhető. Ismeretes, hogy a magorsó húzófonalai a centromérhez tapadnak, és ennél fogva vontatják a kromoszómákat; az anafázisban minden kromoszóma a centromérjével előrehalad a pólus felé. A két kar szabadon levő végeinek *(telomerek)* különös jelentősége van a kromoszómák önállóságának a megőrzésében. Ha letörnek, a kromoszóma könnyen kapcsolódik más kromoszómákhoz, ill. ugyanazon kromoszóma két karjának egyesülése folytán gyűrű alakú kromoszóma jöhet létre. A metafázisban felismerhető az ún. SAT kromoszóma is, amelynek egyik karja végén – egy másodlagos befűzéssel elkülönítve – gyengébben festődő függelék, ún. *szatellita* van. Az elnevezés azt fejezi ki, hogy a szatellita kevés timonukleinsavat (dezoxiribonukleinsavat) tartalmaz. (SAT *sine acido thymonucleinico)*. A másodlagos befűződés különben is nevezetes helye az ilyen kromoszómának, mert ott szerveződik a telofázisban a ribonukleinsav tartalmú sejtmagvacska, a *nukleólusz*.

A kromoszóma belső szerkezete a profázisban tanulmányozható részletesebben; különösen a meiózis profázisa alkalmas erre. Igaz, hogy ilyenkor az egyes kromoszómákat teljes egészükben nehéz elkülöníteni egymástól, mivel igen hosszúak, és egymással összekuszálódnak, belsejükben azonban ilyenkor jól festődő, többé-kevésbé megcsavarodott fonál, a kromonéma ismerhető fel (5. ábra, B; 9. kép). A kutatók egyöntetű véleménye szerint ez a kromoszóma lényeges része.

A kromonémán jól festődő, *Feulgen*-festéssel is pozitív reakciót adó kisebb-nagyobb

rögök, a *kromomérák* helyezkednek el gyöngyfüzérszerűen. Régebben ezeket maguknak a génlokuszoknak *(locus)* tartották, azonban a tetszetősnek és egyszerűnek látszó elképzelés tévesnek bizonyult. Valószínű, hogy a kromomérák nem mások, mint a kromoszóma fonál erősebben megcsavarodott, s így vastagabbnak látszó részletei. Mindemellett a kromoszóma csavarodási hajlama nem lényegtelen jelenség, és úgy látszik, hogy a kromoszóma alakváltozásának fő tényezője, – sőt ezen túlmenően működésének is fontos befolyásolója. A profázisos kromoszóma kromonémája a mitózis folyamán egyre inkább spiralizálódik és a metafázisban a legsűrűbben felcsavarodott állapotban van. Ezzel egyidejűleg a nem festődő kromoszóma-burok (alapállomány) is valószínűleg tömörül. A telofázisban ellentétes folyamat játszódik le. A profázisban válik leginkább feltűnővé az a régóta megfigyelt jelenség, hogy a kromoszómának vannak erősebben festődő *heterokromatikus*, és gyengébben festődő, *eukromatikus* részletei. Az előzők minden jel szerint az erősebben spiralizált szakaszt jelentik. A citogenetikai vizsgálatok viszont már régebben kimutatták, hogy az aktív génlokuszok nagyobbrészt az eukromatikus, tehát kevésbé felcsavarodott részben vannak. Mivel az eu- és heterokromatikus részletek egymáshoz viszonyított helyzete és kiterjedése, azaz a kromoszóma felcsavarodásának foka és mikéntje változik a mitózis folyamán, ezért feltehető, hogy a mechanizmus időbelileg is befolyásolja az egyes gének hatásának a kifejtését.

Újabb megállapítások szerint, a kromoszóma felcsavarodásának módja erősen befolyásolható RNS-t bontó enzimmel, ún. *ribonukleázzal*. Ebből arra következtetnek, hogy a kromonéma felépítésében fontos szerepet játszik az RNS. Mivel pedig az RNS a heterokromatinos szakaszok fő alkotója, valószínű, hogy elsődlegesen heterokromatikus szakaszok befolyásolják a kromoszóma morfológiai változását.

Ezek után valószínűnek látszik: az ún. „nyugvó" mag szerkezete attól függ, hogy a kromoszómák, ill. bennük a kromonémák despiralizációja (lecsavarodása) milyen fokig jut el a telofázis folyamán. Teljes kicsavarodás esetén, a rendkívül vékony kromoszómák nem láthatók, így a mag (eltekintve a nukleusz és a maghártya jelenlététől) szerkezet nélkülinek látszik. Ha viszont a despiralizáció nem tökéletes, akkor a kromonéma egyes, megcsavarodott állapotban maradó részletei kisebb-nagyobb szemcsék, ún. *kromocentrum*ok formájában az interfázisos magban is észlelhetők. A „nyugvó" magban tehát valójában nem tűnnek el a kromoszómák, és a következő osztódás megindulásakor nem keletkeznek újból, csupán alaki és szerkezetbeli változásukról van szó.

Arra a kérdésre, hogy a fénymikroszkóppal még megfigyelhető kromonémán és kromomérákon, illetve azokon belül mit tudunk a kromoszóma finomabb szubmikroszkópos szerkezetéről, biztosat alig lehet mondani. Az eddigi elektronmikroszkópos kutatások — szemben más sejtorganellumokon végzett vizsgálatokkal — itt inkább csalódást keltettek. Az elektronmikroszkópos felvételek legnagyobb részén a kromonémák szerkezet nélküli, sötét tömegnek látszanak, amiért valószínűleg a preparálási technika a felelős (8. kép). Szerencsésebb esetben, kedvező objektumokon végzett elektronmikroszkópos vizsgálat mégis arra vall, hogy a kromoszómán belül különböző vastagságú fonalas struktúrák hierarchiája található, tehát a kromoszóma lényegében *fibrilláris* felépítésű. Legvégső egységként általában 40 Å körüli vastagságú fonalakat ismertek fel, amelyek kb. megegyeznek a DNS molekula (kettős spirál) méretével. Itt tehát – úgy látszik – találkoztak a morfológiai vizsgálatok eredményei a biokémiai kutatásokkal, valószínűnek látszik, hogy kromoszómák alapvető építő és funkcionális anyaga a DNS, amely a radioaktív *H*-izotóppal végzett kísérletek tanúsága szerint itt is *Watson—Crick*-féle modell kettős helixének formájában van jelen.

A DNS molekula kapcsolata a fehérjékkel és elhelyezkedésének módja a kromoszómában — még nyitott kérdés. Mindenesetre az az első pillanatra tetszetős feltevés, hogy ti. kromoszóma (helyesebben a kromonéma) csavarodása az alapstruktúrát adó DNS-helix

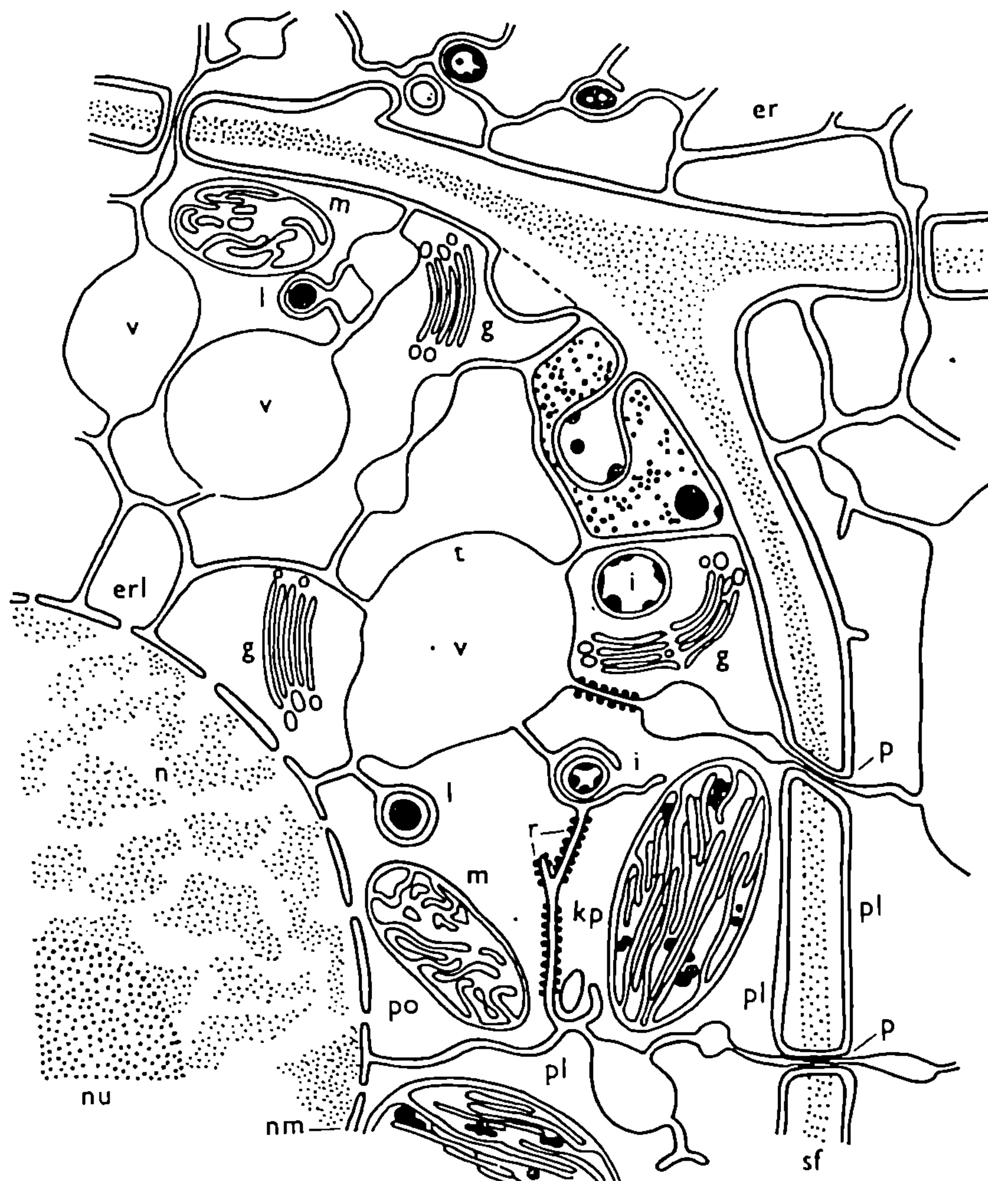
csavarodásának a következménye lenne, – nem fogadható el, már csak azért sem, mert a DNS molekulaláncok egymás köré csavarodtak, tehát csak ellentétes irányú kicsavarodás révén válhatnak el egymástól, míg a kromoszómák csavarulatai csak egymás mellett vannak, ill. egymásba tolódtak és oldal irányban minden további nélkül szétválhatnak egymástól (kromoszómák elválása).

E helyen kell röviden foglalkoznunk a sejtmag működésének egyik alapvető megnyilvánulásával, a *kromoszómák hasadásával*, ill. kettőződésével. A régebbi sejtkutatók úgy látták, hogy a kromoszómák hosszanti megfeleződése a profázis késői szakaszában történik, így a metafázisban már voltaképpen két félből, két kromatidából álló kromoszómák helyezkednek el az ekvatoriális síkban (10. kép), és az anafázisban a *kromatidák* testvérkromatidákként válnak el egymástól. Az újabb citospektrofotometriás és radioautográfiás vizsgálatok eredményei szerint a kromoszóma megkettőződésének alapját a DNS kettőződése jelenti, és ez a folyamat még a magosztódás látható megindulása előtt, az interfázisban lezajlik, a meiózis esetében pedig úgy látszik, hogy a profázis korai szakaszára esik. Úgy látszik, hogy a DNS-kettőződés nem egyszerre megy végbe az eukromatikus és heterokromatikus szakaszokban, ill. egy időben indulhat meg a kromoszóma több helyén. Olyan megállapítások is vannak, amelyek szerint a DNS-helix kettőződése, amely – mint ismeretes – a molekula egyik végétől, a másik vége felé haladó folyamat, azonos sebességgel megy végbe.

Ma már nem látszik kétségesnek, hogy a sejtmag éppen az interfázisos, tehát ún. „nyugvó" állapotában állandóan irányítja és szabályozza a citoplazmában végbemenő anyagcsere-folyamatokat, főként a fehérjeszintézist. Sikerült olyan megfigyeléseket tenni, amelyek szerint a sejtmagból anyagok, elsősorban ribonukleinsav jut ki a citoplazmába. E folyamatnak strukturális magyarázatát adja az a tény, hogy a maghártyán nyílások vannak. Ezen elektronmikroszkópos vizsgálatok során gyakran megfigyelték, hogy a maghártya részletei lefűződnek, és a citoplazmába jutnak, amely további lehetőséget ad anyagoknak a sejtmagból a citoplazmába való juttatására (11. kép). Egyáltalán úgy tűnik, hogy a maghártya tulajdonképpen a citoplazma membrán-rendszerének a része, és a sejtmagosztódás befejezéseként a citoplazmában megtalálható, hártyarendszerből jön létre.

A CITOPLAZMA

A citoplazmát már a múlt század második felének sejtkutatói világosan felismerték, és határozottan megkülönböztették a sejtmagtól és a plasztiszoktól. Ugyanakkor tisztában voltak azzal is, hogy az életműködések nagy része itt zajlik. A citoplazma szerkezetére vonatkozó korábbi megállapításokban azonban sok volt a bizonytalanság és ellentmondás, amely abból adódott, hogy a korábban használatos durva hatású rögzítőszerek a plazma finomstruktúráját tönkretették (12. kép). Később az élő sejtek fáziskontraszt-mikroszkópos vizsgálata során kiderült, hogy a rögzített és festett sejtek citoplazmájában látott hol szemcsés, hol habos szerkezet – műtermék. Az élő citoplazmában – fénymikroszkóppal – folyékony, egyneműnek látszó alapállományt *(hialoplazma)* és abban kicsiny testecskéket, ún. *citoplazma-organellum*okat lehet megkülönböztetni (13 kép). Ez utóbbiak közül, erős fénytörésük révén, legfeltűnőbbek a gömb alakú *szferoszómák*, amelyek csak a növényi sejtek citoplazmájában találhatók meg. Gyengén fénytörők, s így sokkal halványabban látszanak a többnyire hosszúkás alakú *mitochondrium*ok, amelyek mind a növényi, mind az



6. ábra. A növényi sejt elektronmikroszkópos felépítésének vázlata: sf – sejtfal; er – endoplazmatikus retikulum; v – vakuólum; m – mitokondrium; g – Golgi-készülék; pl – plazmalemma; t – tonoplaszt; nm – sejtmaghártya; n – sejtmag; nu – sejtmagvacska; erl – endoplazmatikus retikulum lefűződése a maghártyáról; p – plazmoderma; r – riboszóma; l – lipoid test; kp – kloroplasztisz

állati sejtben megvannak, és azt is tudjuk róluk, hogy nélkülözhetetlen komponensei a citoplazmának, mert a sejtlégzés szervecskéi. Az említetteken kívül, a növényi sejtek citoplazmájában gyakran láthatók az előbbieknél nagyobb, szabálytalan alakú testek – színanyagot még nem tartalmazó plasztiszok ún. proplasztiszok –, s így azokat a színtestek csoportjába tartozóknak tekintik. Egyébként újabban a mitochondriumokat is gyakran mint külön sejtorganellumokat tárgyalják a sejtmaghoz és a plasztiszokhoz hasonlóan, s így a citoplazma fogalmát leszűkítik. Ebben az értelmezésben tehát citoplazmának tekintendő az élő állománynak (protoplazmának) mind az a része, amely nem sejtmag, nem mitochondrium, és nem színtest. E megállapításokkal kapcsolatban hangsúlyoznunk kell, hogy ez csupán kategorizálás kérdése, mert a valóságban a protoplazma szerkezeti és működési egység, amelynek úgynevezett alkotórészei állandó kölcsönhatásban vannak egymással, s természetes körülmények között hosszabb ideig önállóan nem létezhetnek.

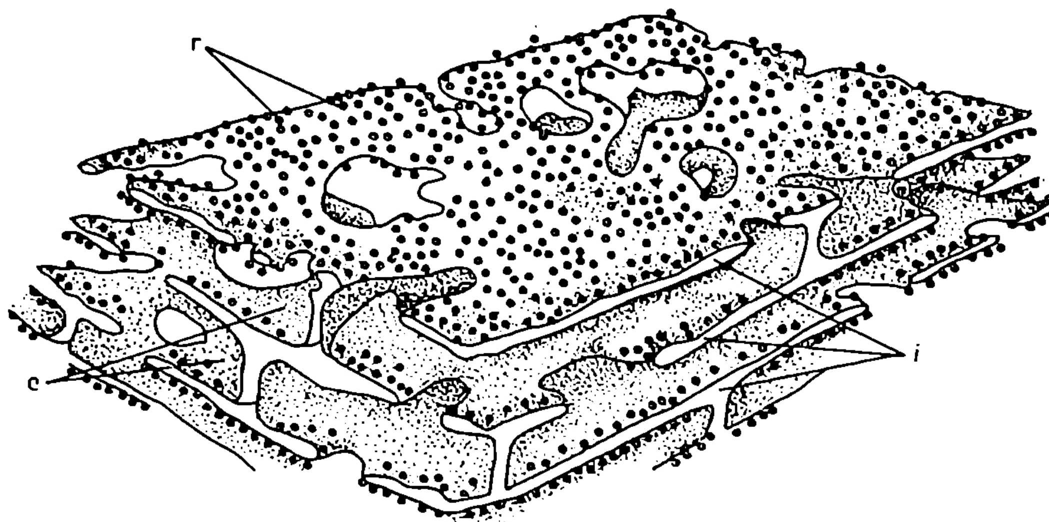
Amit eddig vázoltunk a citoplazma szerkezetéről, az a fénymikroszkópos megfigyelésekből adódott. Az elektronmikroszkópos kutatások új fejezetet nyitottak a citoplazma struktúrájának megismerésében. A kíméletes rögzítési módszerek (pufferolt ozmiumsav, káliumpermanganát, és glutáraldehid-oldat) többé-kevésbé hűen megőrzik a protoplazma szubmikroszkópos szerkezetét, és az elektronmikroszkópba helyezett ultravékony metszeteken – főként éppen a citoplazmában – többféle finom struktúra ismerhető fel, amely fényoptikai úton egyáltalán nem észlelhető (6. ábra; 2/c és 14. kép). Ilyen módon kiderült, hogy a citoplazmának hígan-folyós része – amely fénymikroszkópban homogénnek látszik – valójában nem egynemű, hanem ribonukleinsav-tartalmú ún. *riboszómák*, továbbá lipoid tartalmú hártyák, illetve hártyarendszerek vannak benne. Ez utóbbiak részint a citoplazma belsejében kanyargós felfutású, többnyire szabálytalan kialakulású rendszert, ún. *endoplazmatikus retikulumot* alkotnak, részint sajátságos elrendeződésben az ún. *Golgi-komplexeket*, részint pedig a citoplazma felszínének határhártyáját *(plazmalemma)* hozzák létre.

AZ ENDOPLAZMATIKUS RETIKULUM, A RIBOSZÓMA ÉS A SZFEROSZÓMA

Ultravékony metszetek elektronmikroszkópos tanulmányozásakor a citoplazmának egyik legfeltűnőbb szerkezeti sajátsága, hogy kanyargós lefutású, sötét sávok látszanak benne (15/a kép), melyekről erősebb nagyításban kétségkívül megállapítható, hogy kettős kontúrral rendelkeznek. Két sötét sáv világosabb állományt fog közre (15/b kép). A sötét sávok egyenként 60—70 Å vastagságúak, közöttük a világos rész 100—150 Å vagy még szélesebb. A két szélső réteg sötét volta azzal magyarázható, hogy bennük a fixálás és egyéb kontrasztosító előkezelés révén sok ozmium halmozódik fel, ami viszont arra vall, hogy sok lipoid-anyagot tartalmaznak. A kettős vonalak első pillanatban csatornák benyomását keltik. Sorozat-metszeteken azonban igazolták, hogy itt kettőshártyákról, membránpárokról van szó, amelyek összelapított tömlőszerű képződményeket, az ún. *citoplazmatikus* vagy *endoplazmatikus retikulum*ot alkotják (7. ábra). Működő mirigysejtekben különösen gazdagon alakul ki. A citoplazmának ez a szerveződése arra vezet, hogy az alapállomány tömlőkön belüli *(intraciszternális)* és tömlőkön kívüli, ill. tömlők közötti *(extraciszternális)* állományra különül. A kettő között – úgy látszik – lényeges különbség van, mert az intraciszternális állomány világosabb, homogénnek mutatkozik, az extraciszternális állományban viszont ozmiofil szemcsék *(granulum*ok) vannak.

Újabban sikerült az endoplazmatikus retikulum kettős hártyájában külön egy-egy membrán tagolódását is felismerni. Egy-egy ilyen ún. elemi vagy más néven „egységmembrán" (angol elnevezéssel: „*unit membrane*" maga is két, 20—25 Å vastagságú, sötét ozmiofil rétegből áll, és a kettő között kb. hasonló széles, kevésbé ozmiofil réteg található. Ez az észlelet elég jól összhangba hozható J. F. *Danielli*nek és J. D. *Robertson*nak a plazmahártyák felépítéséről alkotott molekuláris modelljével, amely szerint a plazmamembránok egymással szemben, szimmetrikusan elhelyezkedő, proteinekkel kapcsolatban levő lipoidmolekulák kettős rétegéből állanának.

Említésre méltó tény, hogy a citoplazma külső határhártyája (a *plazmalemma)*, sőt a sejtmaghártya (11. kép) is helyenként összefüggésben van az endoplazmatikus retikulummal, és szerkezeti szempontból azzal megegyezik. Az osztódó sejtek vizsgálatakor észlel-



7. ábra. Az endoplazmatikus retikulum térbeli vázlata: e – extraciszternális állomány; i – intraciszternális állomány; r – riboszóma

ték, hogy az endoplazmatikus retikulum részt vesz a plazmalemma és a sejtmaghártya kialakításában, és e két hártyarendszer — úgy látszik — az endoplazmatikus retikulum tartozékának tekinthető. A citoplazma ilyen felépítésének mindenesetre valószínűleg nagy szerepe van az anyagok sejten belüli szállításában.

Az endoplazmatikus retikulum olyan — fentebb már említett extraciszternális — állományba ágyazódik, amely elektronmikroszkópban részben homogénnek, részben szemcsézettnek tűnik. A szemcsék (granulumok) nagysága eléggé egyöntetű, átlagosan 150 Å átmérőjűek. Felfedezőjükről korábban *Palade*-féle granulumoknak nevezték őket. Sötét, átlátszatlan voltuk erős ozmiofiliájukkal magyarázható; nem ozmiumsavval rögzített metszetekben alig észrevehetők. Sejthomogenizátumok differenciáló centrifugálásának eredményeként nyert granulum-frakciókban lipoidok és fehérjék mellett nagy mennyiségű ribonukleinsavat és számos enzimet mutattak ki. A citoplazma ribonukleinsav-tartalmának legnagyobb része tehát az ozmiofil granulumokban van, amelyeket ezért újabban *riboszómák*nak neveznek. Mai tudásunk szerint a riboszómák a sejt fehérjeszintézisének centrumai. A riboszómák gyakran nagy mennyiségben halmozódnak fel az endoplazmatikus retikulum membránjainak extraciszternális oldalán (15/b kép). E citoplazma-membrán a hozzájuk tapadt ozmiofil szemcsékkel együtt valószínűleg sajátságos funkcionális egységet alkot, ahol fontos anyagcsere-folyamatok, fehérjeképződés és szekrétumtermelés folyhat. Egyes esetekben – nagy teljesítményű elektronmikroszkóppal – sikerült a riboszómák belső struktúráját is észlelni. Két kisebb és két nagyobb részecskéből tevődnek össze — szimmetrikusan.

A citoplazma alapállományának arról a részéről, amely elektronmikroszkópban is homogénnek látszik, morfológiai értelemben nem sokat mondhatunk. Mindenesetre nagyon valószínű, hogy élő állapotban főként erősen hidratált fehérjék alkotják.

Itt szólhatunk a *szferoszómák*ról, amelyek kifejlett állapotukban ugyan függetlenek az endoplazmatikus retikulumtól, egyes megfigyelések szerint azonban abból származnak. Gömb alakú, 0,5—1,5 mikron átmérőjű, erősen fénytörő testek (13. kép). Ez utóbbi tulajdonságuk azzal van összefüggésben, hogy sok zsírszerű anyagot tartalmaznak. Elektronmikroszkópban kivehető, hogy ozmiumot halmozó határhártyájuk van, belsejüket pedig finomszemcsés állomány tölti ki. Eredetükre azok a megfigyelések utalnak, amelyek szerint az endoplazmatikus retikulum kettős membránjaiból keletkeznének lefűződés révén. Valószínű, hogy a sejt zsíranyagcseréjében játszanak szerepet.

Megemlítjük még, hogy az utóbbi évek folyamán bevezetett glutáraldehiddel történt

rögzítés után – egyes esetekben – finom csőszerű struktúrát sikerült felismerni, amely erősen ozmiofil határoló rétegből és világosabb központi részből áll. E *mikrotubulusok* egyes feltételezések szerint szerepet játszhatnak a sejtfal szintézisében. Többnyire ugyanis a citoplazmának a sejtfallal határos tájaiban jelennek meg.

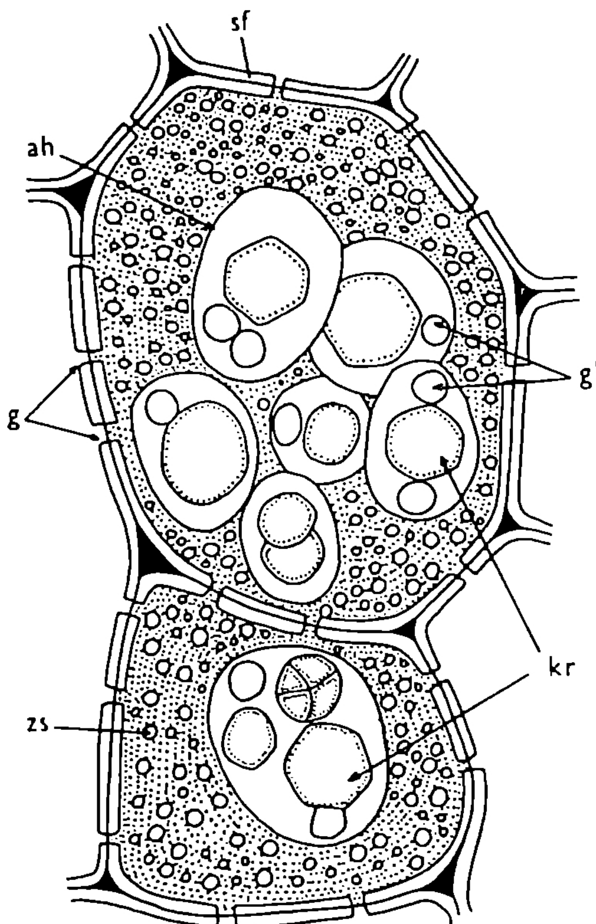
A VAKUÓLUM-RENDSZER

A kifejlett növényi sejt citoplazmájának jellemző sajátsága, hogy nagy vakuóluma, ill. vakuólumai lehetnek. Ennek legáltalánosabb formája az ún. sejtnedv-vakuólum, amely vizes oldatot tartalmaz. Emellett azonban, speciális sejttípusokban előfordulnak egyéb, részben szilárd tartalommal telt vakuólumok, és ide sorolhatjuk a növényi sejtnedvben előforduló kristályképződményeket is.

A *sejtnedv-vakuólum*ok már a fiatal, osztódóképes sejtekben is megtalálhatók (17. kép). Kicsinységük miatt azonban fénymikroszkóppal nem mindig láthatók, s így az elektronmikroszkópos kutatások időszaka előtt az a téves vélemény alakult ki, hogy a fiatal sejtekben gyakran nincsenek vakuólumok. Eredetükre nézve feltételezik, hogy az endoplazmatikus retikulum egyes ciszternáinak nagymértékű kiszélesedése révén keletkeznek, amit az a megfigyelés támaszt alá, hogy a sejtnedv-vakuólumok körül levő citoplazmahártya – a *tonoplaszt* – csupán egyetlen, ozmiumot halmozó membránnak látszik elektronmikroszkópban.

Korábban már említettük, hogy a sejt növekedése során a sejtnedv-vakuólumok feltűnően megnövekednek (l. 1. ábra) annyira, hogy a kifejlett sejtben gyakran már csak egyetlen óriási vakuólum van, amely körül a citoplazma mint vékony, fal menti tömlő helyezkedik el. A nagymértékű vakuolizáció jelentősége minden valószínűség szerint abban van, hogy egyrészt különböző anyagok tárolódhatnak oldott formában a sejtben, másrészt, hogy a rugalmas és féligáteresztő *(szemipermeábilis)* tulajdonsággal rendelkező citoplazmatömlő a benne levő, vizes oldattal telt vakuólummal együtt ozmotikus rendszert alkot, amelynek fontos szerepe van a sejt vízgazdálkodásában, ill. anyagfelvételében. Ha élő sejteket olyan vizes oldatba – pl. cukoroldatba – helyezünk, amelynek koncentrációja nagyobb, mint a sejtnedvé, akkor az ozmózis törvénye szerint a vakuólumból víz diffundál ki a citoplazmán keresztül a környező oldatba. Ennek látható következményeként a citoplazmatömlő elválik a sejtfaltól, és egyre inkább összehúzódik, mert rugalmassága révén követi a vakuólum térfogatcsökkenését (18. kép). Ezt a jelenséget *plazmolízis*nek nevezik, és többek között alkalmas arra, hogy eldöntsük vele a sejt élő vagy élettelen voltát. (Ugyanis csak az élő citoplazma féligáteresztő-képességű, ezért így csak élő sejt plazmolizálható). Hígabb oldatban a vakuólumos sejt ellentétesen viselkedik: vizet vesz fel a környezetéből. Ennek eredményeképpen a sejt feszes, *turgeszcensz* lesz, amelynek fontos szerepe van a lágy növényi szervek (levél, lágyszárú hajtás) szilárdításában.

A sejtnedvben sokféle anyag fordul elő oldott állapotban, amelyek közül néhányat megemlítünk. A cukrok főleg szőlőcukor, gyümölcscukor, továbbá nádcukor és malátacukor formájában mutathatók ki, s fontos tápláló anyagai a növényi szervezetnek. Az érett, húsos termések édes ízét ezek adják. Szerves savak közül gyakori az almasav és a citromsav, különösen éretlen termésekben. Az oldott színanyagok közül legnevezetesebbek az antociánok, amelyek sziromlevelek és termések pirosas, ibolyás vagy kék színét okozzák. Színük az oldat kémhatásától függ: savas közegben piros, lúgos közegben kék színűek



8. ábra. Heterogén aleuron-szemek és zsírosolajcseppek a ricinusmag belső táplálószövetében (endospermiumában): sf – sejtfal; g – gödörke; ah – aleuronhártya; gl – globoid; kr – krisztalloid; zs – zsírosolajcseppek

(19. kép). Az alkaloidák bázikus jellegű, nitrogéntartalmú szerves vegyületek, mérgező növények jellemző anyagai — erős mérgek. Ilyen az őszi kikiricsben (*Colchicum autumnale*) a kolchicin, amelynek a sejtmagosztódásra gyakorolt jellegzetes hatását már említettük; a mákban a morfin és még sok más alkaloida fordul elő; a nadragulyában (*Atropa belladonna*) az atropin, a dohányban (*Nicotiana tabacum*) a nikotin található. Az alkaloidák egy részét fölhasználják a gyógyszergyártásban.

A sejtnedv különleges megjelenésének tekinthető a tejnedv, amely többek között a kutyatejfélékben hosszúra nyúlt sejtekben, ún. tejcsövekben helyezkedik el, a mákfélékben pedig több sejtből alakult tejedényekben van. Az oldott anyagok mellett a tejnedv zsírcseppeket, keményítőszemeket és más anyagokat is tartalmaz emulzió formájában, innen van a tejszerű megjelenése.

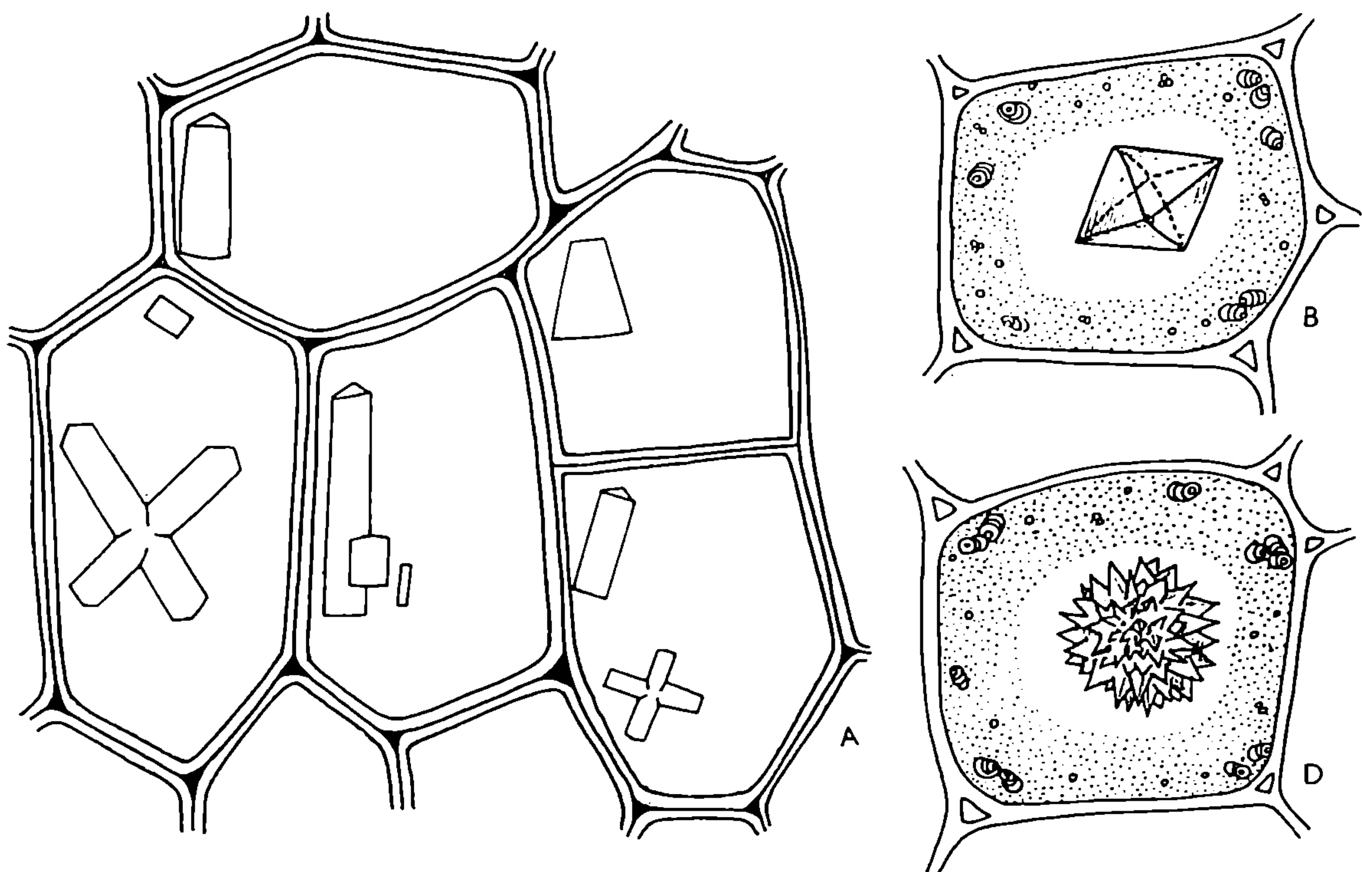
A *zsírosolaj*, *ill. zsírvakuólum*ok főként magvak táplálószöveteiben képződnek, így pl. a napraforgóban, a lenben, a kakaóban, a kókuszdióban stb. E vakuólumokban zsírosolajok, ill. zsírok halmozódnak fel tartaléktápanyagként a csíra részére. A mikroszkópban mint erősen fénytörő cseppek jelennek meg (8. ábra).

Az *illóolaj-vakuólum*ok főként különböző terpéneket tartalmaznak – észterekkel és egyéb vegyületekkel keveredve –, s a virágok, esetleg más növényi részek jellegzetes illatát adják. Mirigysejtekben képződnek, amelyek gyakran szőrök formájában jelennek meg a hajtás epidermiszén (pl. menta, levendula), vagy illóolaj-járatokat bélelő ún. epitélsejteket alkotnak (pl. ánizs, kapor, koriander stb.). Az illóolaj-vakuólumok többnyire ugyancsak erős fénytörésük révén tűnnek fel a mikroszkópban.

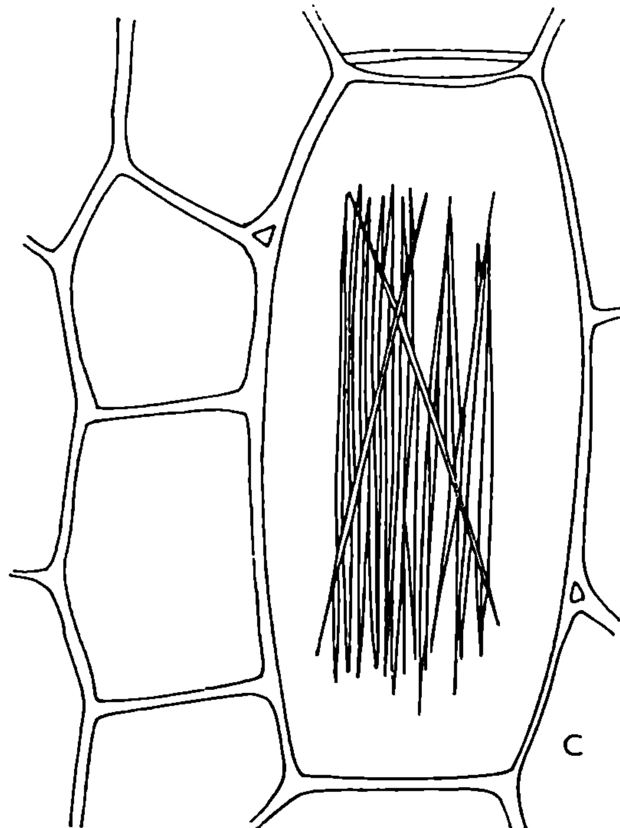
Itt említhetjük meg a gyanta és balzsam kiválasztását is. A gyanták gyantasavak és terpenek keverékei, a balzsamok pedig gyantasavak és illó olajok elegye.

A *fehérje-vakuólumok* kezdetben oldott fehérjéket tartalmaznak, amelyek vízveszteség következtében fokozatosan besűrűsödve szilárd fehérjetesteket, ún. *aleuron*-szemeket alkotnak. Vannak egyetlen fehérjefeléségből álló ún. *homogén aleuron*ok (bab, borsó stb.), és többféle fehérjéből alakuló ún. *heterogén aleuron*ok (pl. ricinus; 8. ábra). Az utóbbi esetben egy-egy aleuron-szemben gömb, valamint kristály formájú fehérjetestek láthatók együtt. Az aleuron főként magvak táplálószövetében képződik, és már nem élő, raktározott fehérjének tekinthető (20. kép).

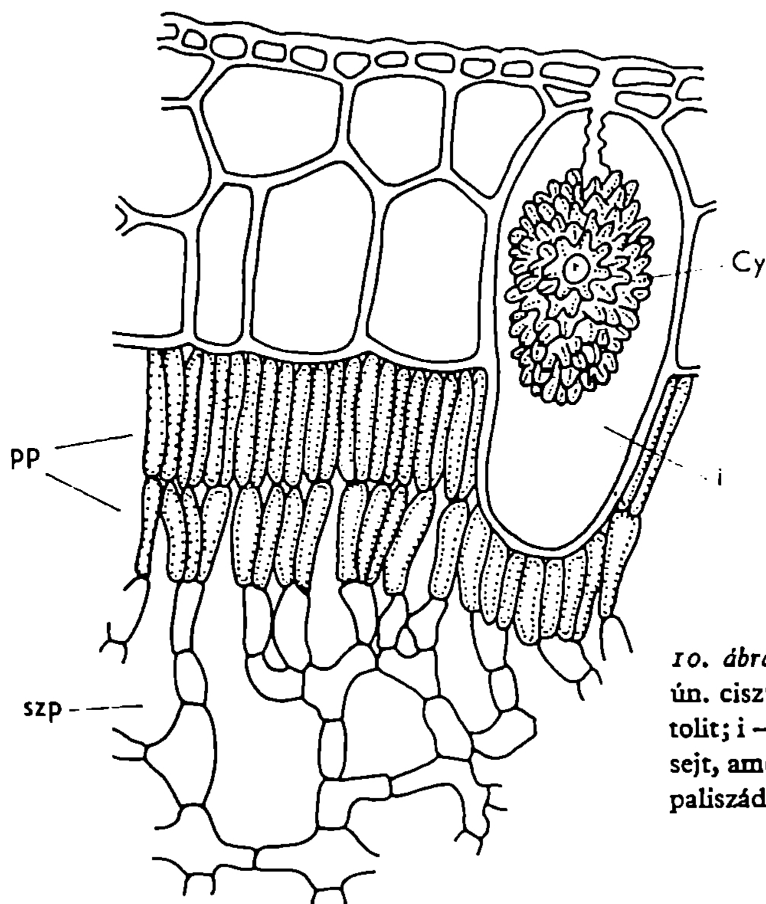
*Kristály-vakuólum*ok is előfordulnak sok növényfaj legkülönbözőbb szerveiben, ill. szöveteiben. Legtöbbször a sóskasavas mész (calciumoxalát) kristályosodik ki oszlop, bipiramis (21/a kép), hosszúkás tű alakú formákban (21/b kép), vagy buzogányfejhez



hasonló, összenőtt kristályokban (9. ábra). A szénsavas mész (calciumkarbonát) szőlőfürtszerű kristályos képződményt, ún. *cisztolit*ot alkot (10. ábra, 22. kép). A kristály képződéskor az anyagcserének feltételezhetően felesleges, esetleg káros termékei válnak ki, s így inaktíválódnak, mint pl. a sóskasav.



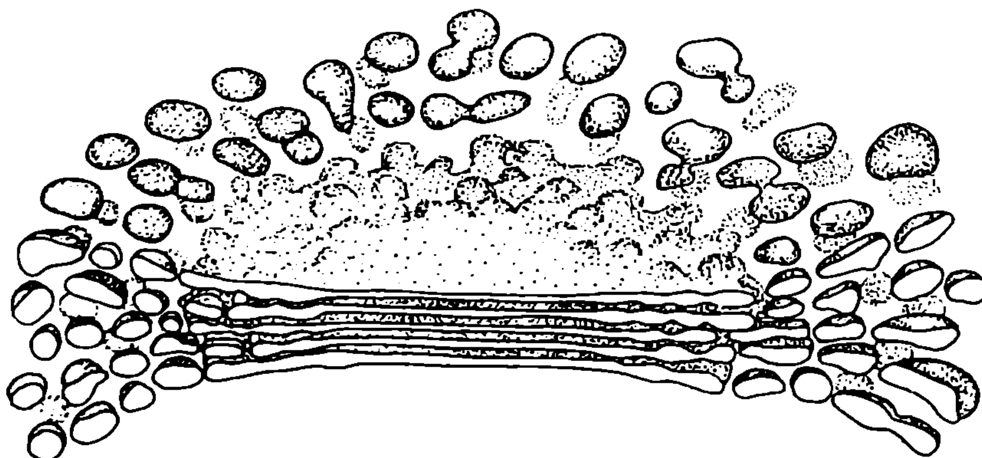
9. ábra. A növényi sejtekben gyakrabban előforduló kalciumoxalát kristályképződmények: A – oszlopos kristályok a vöröshagyma levelében; B – bipiramis a vanília levelében; C – tű alakú kristályokból álló köteg, ún. rafid az *Agave* levelében; D – buzogányfej alakú kristályképződmény, ún. rozetta a begonia levelében



10. ábra. Kalciumkarbonát kristályképződmény, ún. cisztolit a *Ficus elastica* levelében; Cy – cisztolit; i – idioblaszt (az a méreteivel is szembetűnő sejt, amelyben a kristályhalmaz képződik); pp – paliszád parenchima; szp – szivacsos parenchim

A GOLGI-KÉSZÜLÉK

A Golgi-készüléket (Golgi-komplexnek is nevezik) eleinte csupán az állatok egyes sejtféleségeiben ismerték fel, és mibenlétéről sok vita folyt. A szerkezet lényegét csupán az utóbbi évtized elektronmikroszkópos kutatásai derítették ki, s egyben igazolták azt a korábbi feltevést, hogy a növényi sejtekben is előfordul. Ma már tudjuk, hogy ez a nö-



11. ábra. A Golgi-készülék (diktioszóma) térbeli vázlata

ványi sejtek citoplazmájának is jellemző organelluma, amely olykor nagy számban (esetleg több száz) lehet jelen a sejtben. A növényszövettanban *diktioszómának* hívják.

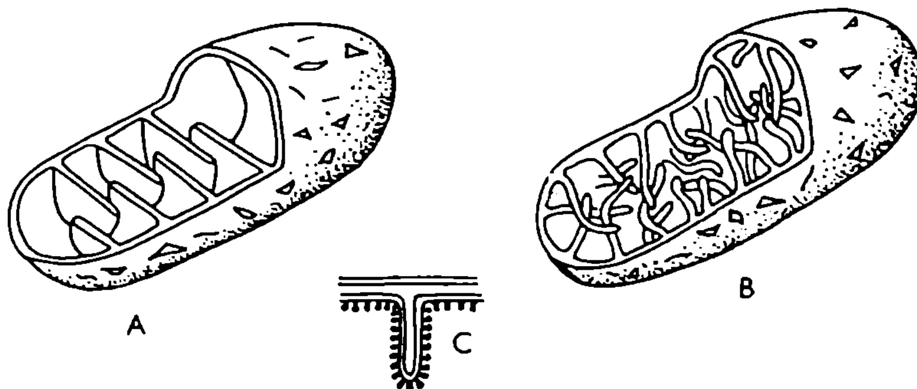
A Golgi-készülék – az elektronmikroszkópban – mint sajátságos elrendeződésű membránrendszer tűnik fel (23/a és b kép); élő sejtben, fénymikroszkóppal csak néha észlelhető. A hártyarendszert többnyire 4—6, egymással párhuzamosan elhelyezkedő kettős hártya, membránpár alkotja, amelyek két szélükön páronként egybeolvadnak, s így lapos, zsákhoz hasonló tömlőket alkotnak (11. ábra). Az ún. Golgi-vezikulumok egy-egy tömlő, ill. tömlővég kitágulása, megnövekedése és lefűződése révén keletkeznek. Fontos körülmény, hogy a Golgi-membránokon soha nincsenek riboszómák.

A Golgi-készülék minden jel szerint főképpen az anyagok kiválasztásában játszik fontos szerepet. Így például kifejezett összefüggést észleltek növények mirigysejtjeinek kiválasztó tevékenysége és a képződött Golgi-vezikulumok mennyisége között. Ebben az esetben úgy látszott, hogy a szekrétum a Golgi-készülékben halmozódott fel, és a Golgi-vezikulumok révén választódott ki. Más esetben megfigyelték, hogy a Golgi-készülékek részt vesznek a növekedő sejtek falának képzésében.

A MITOCHONDRIUMOK

A mitochondriumok élő sejtek citoplazmájában is felismerhetők, különösen fáziskontrasztmikroszkópban (13. kép). Az elektronmikroszkópban látható szerkezet helyes megítéléséhez fontos tudni, hogy a mitochondriumok a legnagyobb mennyiségben jelenlevő strukturális fehérje (kb. 60%) mellett viszonylag sok lipoidot (kb. 30%) is tartalmaznak. Ultravékony metszetek elektronmikroszkópos képén szembetűnik, hogy e parányi organellumok egyrészt kifejezett határoló hártyával rendelkeznek, másrészt sajátságosan tagoltak (24/a kép). Ez utóbbi tulajdonságuk is a határoló hártyával kapcsolatos, amennyiben az kettős, és a belső rétegnek a mitochondriumok belsejébe történő betüremlései okozzák a tagolódást (24/b kép). A betüremlések vagy csőszerűek, ún. *tubulus*ok, vagy laposak, ún. *lamellák* vagy *krisztdk* (12. ábra). A tubulusok, illetve lamellák között alapállomány van.

A mitochondriumok határhártyáját igen behatóan vizsgálták és vizsgálják jelenleg is. Lényegében itt is két ozmiofil rétegről van szó, melyek között világosabb sáv van. Nagy teljesítményű elektronmikroszkópokkal végzett legújabb vizsgálatok során mind a külső,



12. ábra. A mitochondrium felépítésének térbeli vázlata: A - lamellás (krisztás), B - csöves mitochondrium; C - a mitochondrium-hártya finomabb tagolódása és makromolekuláris szerkezete, vázlatosan

mind a belső mitochondrium-membrán szemcsés felépítését észlelték, és valószínű, hogy e szemcsék nem mások, mint e lipoproteid hártyákat alkotó óriásmolekulák (24/c kép).

Mechanikusan elroncsolt szövetek *(sejt-homogenizátumok)* differenciáló centrifugálásával sikerült olyan sejtfrakciókat előállítani, amelyek főként csak mitochondriumokat tartalmaztak. E frakciók enzim-aktivitását vizsgálva kiderült, hogy a sejtlélegzést katalizáló enzimek itt találhatók meg. A sejt energiatermelő folyamatainak központjai tehát a mitochondriumok, ami azt jelenti, hogy a sejtlélegzés nagy jelentőségű biokémiai folyamatai nem diffúzusan zajlanak le a citoplazmában, hanem sajátos organellumokhoz kötve, mégpedig valószínűleg azok felületén. Az elektronmikroszkópos kutatások eredményei messzemenően alátámasztják a fenti megállapítást, hiszen a mitochondriumok ultrastruktúrájában éppen a felület kialakulása és a felületnagyobbítás tendenciája látszik a legjellemzőbbnek.

A mitochondriumok működésével kapcsolatban még érdemes megjegyezni, hogy osztódásra képesek, főként haránt irányú befűződéssel, továbbá megfigyelték fejlődésüket, tagolt szerkezetük kialakulását egyszerűbb, kisebb organellum-kezdeményekből.

A CITOPLAZMA MOZGÁSJELENSÉGEI ÉS MOZGÁSSZERVEI

Az élő citoplazma általában mindig mozgásban van, kivéve a nyugvó magvak szöveteit alkotó, látens állapotú sejteket. A mozgások voltaképpen a citoplazma homogénnek tűnő, folyékony alapállományában mennek végbe, ez viszont magával ragadja a citoplazma-organellumokat, a szferoszómákat, a mitochondriumokat, s e testecskék tovasodródásából vehető észre tulajdonképpen a citoplazma mozgása. Különösen a nagy vakuólumokkal rendelkező sejtek citoplazmája mozog intenzíven, ahol gyakran már kifejezett áramlásról beszélhetünk. Ha az áramlás csak a fal menti citoplazmában, egyetlen nagy központi vakuólum körül, egy irányban történik, akkor ezt rotációnak nevezzük. Ha viszont több vakuólum körül, a citoplazmaszálakban is megfigyelhető, akkor cirkulációnak mondjuk.

A szabadon mozgó, aktív helyváltoztatásra képes sejteknek (egysejtű ostorosok, rajzóspórák, hímivarsejtek) – mint már korábban említettük – speciális mozgásszervecskéik, csillangóik, ill. ostoraik vannak. A csillangók és ostorok fénymikroszkópban egységes, vékony fonálnak tűnnek, az elektronmikroszkópos vizsgálatok viszont kiderítették, hogy finom belső szerkezettel rendelkeznek, és valójában összetett szervek. Érdekes, hogy a legkülönbözőbb sejttípusok mozgásszervecskéi lényegében hasonló felépítésűek, amennyiben tizenegy elemi szálból állnak, amelyből kettő középen helyezkedik el, kilenc pedig körülveszi azokat. Az elemi szálak láthatóan alapanyagba ágyazódnak. A csillangók és ostorok rendkívül gyors összehúzódásra képesek, és így másodpercenként hússzor-negyvenszer, sőt még többször is meghajolhatnak és kiegyenesedhetnek. A sűrű csapkodás a sejt viszonylag gyors helyváltoztatását eredményezi.

A KLOROPLASZTISZ ÉS EGYÉB PLASZTISZOK

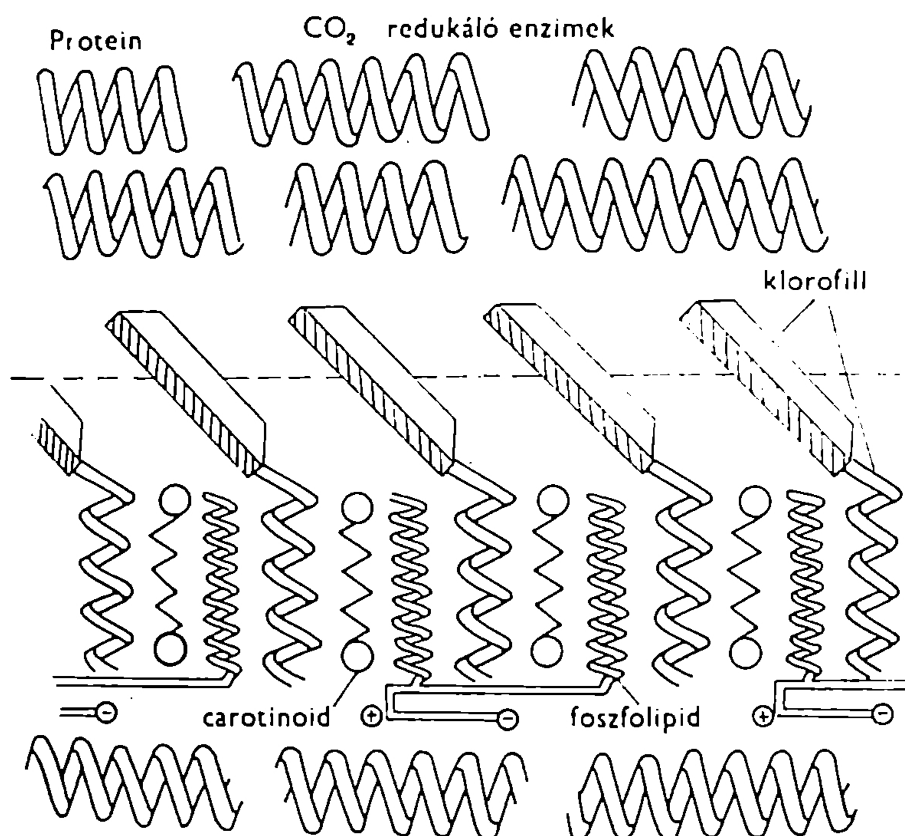
A földi élet alapvető szervesanyag-termelő folyamata, a fotoszintézis a növényi sejt különleges organellumaiban, a „zöld" színtestekben (*kloroplasztiszok*ban) megy végbe, ahol vízből és széndioxidból, fényenergia hatására cukrok, ill. keményítő képződik. A fotoszintézisre képes organellumok színben, alakban, fénymikroszkóppal felismerhető szerkezetben, sőt a bennük végbemenő folyamatok egyes részleteiben és produktumaiban is meglehetősen változatosak a növényvilág különböző rokonsági köreiben, kiváltképp az algák csoportjain belül. E változatosság ellenére is feltűnnek bennük olyan közös vonások — a kémiai összetétel, a molekuláris rendeződés és az ultrastruktúra tekintetében —, amelyek általánosan jellemzők, függetlenül törzsfejlődési foktól és rendszertani hovatartozástól. Ilyen alapon, a növényi sejttel kapcsolatban joggal beszélhetünk bizonyos egységes szerkezetbeli és működésbeli alapelvek szerint szerveződött ún. *fotoszintetikus apparátus*ról, amelyben a fényenergia elnyelése és kémiai energiává alakítása történik.

A fotoszintetikus apparátus változatos formái az alábbi három fő kategóriába sorolhatók be. A fotoszintetikus baktériumok, a kékmoszatok és egyes zöldmoszatok (pl. *Cladophora)* sejtjeiben – elektronmikroszkóppal – citoplazmába ágyazódott, pigmenthordozó rétegek láthatók, amelyek külön hártyával nem határolódnak el a citoplazmától. Ebben az esetben *kromatoplazmá*ról beszélünk. A moszatok többségében nagy, lemezes kialakulású (25. kép), határoló hártyával rendelkező kloroplasztiszok vannak, amelyekben a festékhordozó szubmikroszkópos rétegek megközelítően egyöntetűen rendeződnek. A mohákban, a harasztokban, valamint a nyitva- és zárvatermő magvas növényekben a fotoszintetikus apparátus ún. *gránumos (szemcsés) kloroplasztiszok* formájában jelenik meg, amelyek többnyire lencse alakúak, általában 5—8 μ átmérőjűek 2—4 μ vastagok, határoló hártyával rendelkeznek, és nagyobb számban fordulnak elő egy-egy sejt citoplazmájában (26/a kép). A továbbiakban a fotoszintetikus apparátusnak főként ez utóbbi típusára leszünk tekintettel.

A gránumos kloroplasztisz már fénymikroszkópban is heterogén szerkezetűnek tűnik, különösen ha felülről szemléljük (26/a kép). Kicsiny, kb. 0,5 μ nagyságú, vagy még kisebb, zöld színű testecskék, ún. gránumok ismerhetők fel benne, amelyek a kloroplasztisz színtelen alapállományába, a *sztrómá*ba ágyazódnak. Az élve-festési vizsgálatok és az egyes kémiai alkotórészek kioldására irányuló kísérletek arra mutattak, hogy a gránumok lipoidtartalmúak, a sztróma pedig fehérje állományú.

Az asszimilációs festékeknek, a *klorofill*oknak a plasztiszon belüli elhelyezkedésére vonatkozóan igen fontosak a fluoreszcensz-mikroszkópos vizsgálatok. A klorofill ugyanis természetes állapotában és kivonás után oldatban is fluoreszkál, azaz ultraibolya vagy kék fénnyel történő besugárzás (gerjesztés) esetén világít, mégpedig jellemzően vörös fénysugarakat bocsát ki. Élő sejtek kloroplasztiszait fluoreszcensz-mikroszkópban vizsgálva, azt tapasztalhatjuk, hogy kizárólag a gránumok világítanak vörös színben –, a sztróma teljesen sötét marad. Ezt a kétségkívül megállapítható tényt a legutóbbi időkig döntő bizonyítéknak tartották arra nézve, hogy a klorofill kizárólag a gránumokban helyezkedik el, ami a klorofill lipoid-oldékonyságával is jól összeegyeztethető. E megállapítást alátámasztotta az a megfigyelés is, hogy az algák nem gránumos kloroplasztiszai egyöntetűen fénylenek fluoreszcensz-mikroszkópban.

Az elmondottak alapján joggal következtettek arra, hogy a magasabbrendű növények fotoszintetikus működése során a gránumoknak kitüntetett szerepe van a fényenergia elnyelésében és átalakításában, a szénasszimiláció legelső és legdöntőbb részletfolyamataiban. A mikroszkópos vizsgálatok ugyanakkor kimutatták, hogy az asszimilációs keményítő-



13. ábra. A kloroplasztisz-lamellák elképzelt molekuláris szerkezete

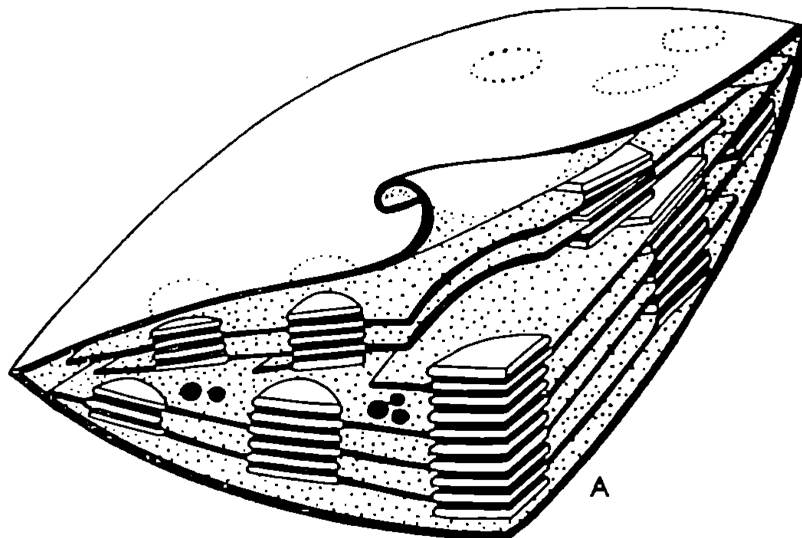
szemek a sztrómában jelennek meg és helyezkednek el, s így a keményítőszintézis enzimjei – és természetesen maga a keményítőszintézis folyamata is – a sztrómában lokalizálódnék.

A gránumos kloroplasztiszoknak a fentiekben vázolt fénymikroszkópos organizációjához a teljesség kedvéért még annyit tehetünk hozzá, hogy az ozmotikus kísérletek tanúsága szerint a zöld színtesteknek félig-áteresztő tulajdonságú *(szemipermeábilis)* határolóhártyája is van, amely e sejtorganellumok anyagcseréjében valószínűleg szerepet játszik.

Már az elektronmikroszkópos kutatások megindulása előtt eredményes kísérletek történtek az irányban, hogy közvetett módszerekkel felderítsék a kloroplasztiszok fénymikroszkópban nem látható, ún. szubmikroszkópos, sőt molekuláris szerkezetét. E kutatások főképp e színtestek polarizációs optikai sajátságainak megfigyelésén, továbbá a természetes állapotú klorofill és a levélből kivont, különböző klorofilloldatok fényelnyelésének, valamint fluoreszcenciájának a vizsgálatán alapultak.

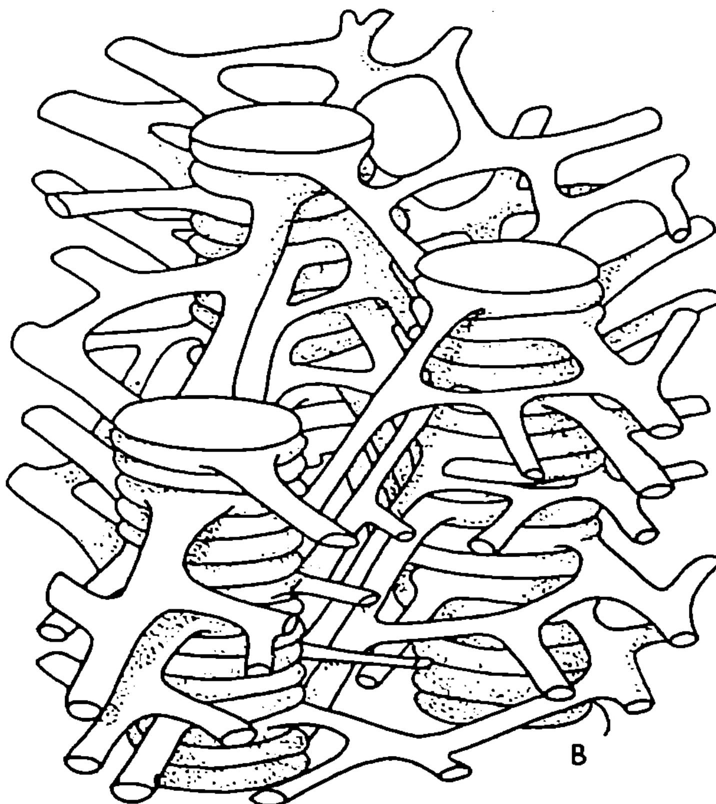
Algák nagy, lemezszerű kloroplasztiszai polarizációs mikroszkópban – a lemez éle felől nézve – feltűnő negatív kettőstörést mutatnak. Tekintetbe véve a kloroplasztiszok kémiai összetételét, ezt a jelenséget fehérje-, ill. lipoid-tartalmú részletek réteges váltakozásának tulajdonították. A kloroplasztisz negatív kettőstörése magasabb törésmutatójú folyadékkal történő átitatás során megszüntethető, tehát ún. alaki kettőstörésről van szó. Fontos körülmény, hogy a kloroplasztisz negatív kettőstörésének megszűnésekor bár gyenge, de felismerhető pozitív kettőstörés jelentkezik, amely molekuláris rendezettségből adódó, ún. saját kettőstörésnek bizonyult. A polarizációs optikai analízis megállapításait egybevetve azokkal az ugyancsak fizikai jellegű vizsgálatokkal, amelyek szerint a természetes állapotú klorofill fényelnyelése nem egyezik meg pontosan sem a kolloidális állapotú vizes-, sem pedig a lipoid-oldószerekkel készített valódi klorofilloldatok fényelnyelésével, és amelyek szerint csak a valódi klorofilloldat fluoreszkál (a kolloidális vizesoldat

nem), – lehetőség nyílott a kloroplasztisz molekuláris modelljének a megszerkesztésére (13. ábra). Elképzelés szerint a moszatok lemezes kloroplasztiszainak egészében, a magasabb rendű növények gránumos kloroplasztiszainak pedig a gránumaiban vastagabb fehérje és vékonyabb lipoid rétegek váltakoznak egymással szubmikroszkópos nagyságrendben. (Negatív alaki kettőstörés.) A fehérjelipoid határterületeken helyezkedik el a klorofill (és a karotin is) monomolekuláris rétegekben, oly módon, hogy a klorofillmolekulák hossztengelye egymással párhuzamosan, a fehérjelipoid rétegeződés irányára viszont merőlegesen áll. (Pozitív saját kettőstörés.) Az ilyen rétegződést indokolja a klorofillmolekula kettős természete, oldhatósága szempontjából, amennyiben a molekula hidrofil része a hidratált fehérjébe, a lipofil vége pedig a lipoid-fázisba merül.

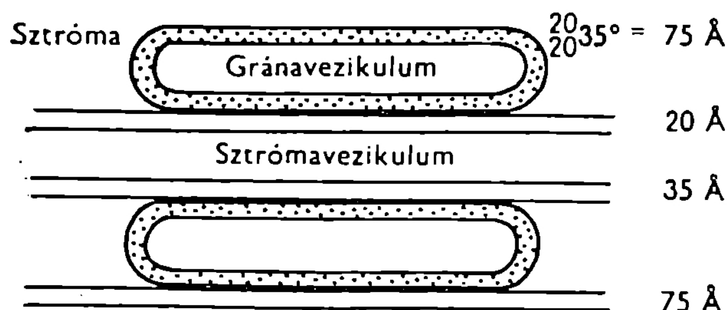


14. ábra.
A – a lencse alakú, gránumos kloroplasztisz lamelláris felépítésének térbeli vázlata;

Nem hallgathatjuk el azonban, hogy a vázolt molekuláris modell nem állja ki minden részletében az újabb kutatások kritikáját, amint erre később még visszatérünk. Ugyanakkor azonban hangsúlyozni kell, hogy alapelveiben ma is érvényes, hiszen a kloroplasztiszok szubmikroszkópos rétegzettsége elektronmikroszkópban ma már közvetlenül is észlelhető (27/a és b kép.), és a pigmentmolekulák — elsősorban a klorofill elhelyezkedésében érvényesülő – valamiféle rendeződése sem tagadható, sőt egyre fontosabb kérdéssé válik a fényenergia elnyelésének és továbbadásának problémájával kapcsolatban. A kloroplasztiszok finomszerkezetére vonatkozó indirekt módszereken alapuló kutatások és elképzelések elvi jelentőségét abban kell látnunk, hogy határozottan rámutattak a biológiai szubmikroszkópos struktúrák



B – részlet a kloroplasztisz belsejéből – gránumlamellákkal és sztrómalamella-részletekkel



15. ábra. A grána- és sztrómavezikulumok felépítésének vázlata (a gránavezikulumokat határoló hártya pontozott)

létezésére és szerepére, már abban az időben, amikor azok közvetlenül még nem voltak észlelhetők.

A kloroplasztiszok ultrastruktúrájának közvetlen megfigyelése csak elektronmikroszkópban vált lehetségessé, megfelelő preparáció után. Kezdetben levelek szétzúzása árán kiszabadított kloroplasztiszokat, ill. kloroplasztisz-töredékeket tanulmányoztak elektronmikroszkópban, és ilyen módon is igazolták a gránumok létezését (26/b kép). Ultrahanggal dezintegrált kloroplasztisz töredékekben a gránumok gyakran korong alakú lemezekre esnek széjjel, és olykor világosan kivehető, hogy egy-egy gránum ilyen lemezek sorozatából épül fel – pénztekercsszerűen.

Az algák kloroplasztiszainak ultravékony metszetein elektronmikroszkópban világosan felismerhető a réteges szerkezet, amely a polarizációs optikai vizsgálatok alapján várható volt (27/a kép). A lencse alakú gránumos kloroplasztiszok gránumai ugyancsak rétegeseknek bizonyultak elektronmikroszkópban (27/b kép). Meglepetésként hatott azonban, hogy a sztrómában is vannak rétegek, bár jóval ritkább elrendeződésben, mint a gránumokban (14. ábra). A rétegződést itt is sötétebbnek látszó, tehát erősen elektronszóró hártyák (membránok) párhuzamos elrendeződése okozza. Fontos körülmény, ami főként a gránumok szélén tűnik ki világosan, hogy két-két membrán keskeny, kb. 150 Å szélességű teret zár közre (15. ábra). Eszerint a gránumok lapos, korong alakú, üregesnek tűnő testecskékből, ún. *gránavezikulumok*ból épülnek fel (az ultrahanggal dezintegrált kloroplasztiszok gránumlemezei) amelyeknek a falát a már említett, kb. 75 Å vastag, sötétebb elektronszóró membrán alkotja. A keresztmetszeti képnek egy-egy sötétebb membránpárja tulajdonképpen egy-egy *vezikulum* alsó és felső fala. A sztrómában felismerhető és a gránumokon is áthúzódó membránpárok lényegében az előbbiekhez hasonló zárt, zsákszerű képződménynek bizonyultak, azzal a különbséggel, hogy horizontális kiterjedésük jóval nagyobb, mint a gránavezikulumoké. Az egész kloroplasztiszt határoló membrán létezése is megállapítható elektronmikroszkóppal, és ez is kettősnek látszik. Nagy felbontású képeken felismerhető, hogy egy-egy membrán hármas rétegződésű, hasonlóan a citoplazmában előforduló hártyákhoz. Megállapították, hogy e membránok felületén globuláris részecskék vannak – valószínűleg óriás molekulák.

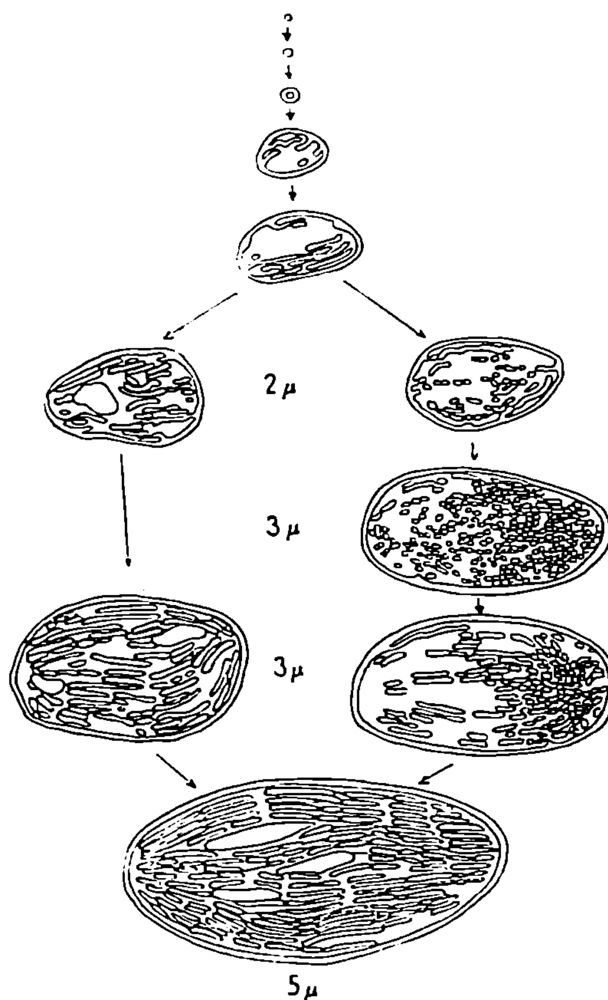
A fentiek után rámutatunk néhány olyan problémára, amelyek a vázolt elektronmikroszkópos struktúrával kapcsolatban merültek fel, és vitatottak vagy kétségesek.

Érdekes kérdés a sztróma- és gránavezikulumok egymáshoz való viszonya. Bizonyos esetekben szabályosan váltakoznak egymással, és úgy tűnik, mintha a gránumokon áthúzódó *sztrómavezikulumok* hordoznák a *gránumkorong*okat. Ilyenkor a két rendszer vezikulumai jól megkülönböztethetők egymástól a gránum belsejében – kiterjedésük következtében. Máskor úgy tűnik, hogy a sztrómavezikulumok nagyon változatos kiterjedésűek és a gránumok alkotásában ugyanolyan szerepet játszanak, mint a korlátolt terjedelmű gránavezikulumok (l. 14. és 15. ábra).

További kérdés, hogy a rögzített kloroplasztisz membránjaiban kimutatható differenciálódás mennyiben felel meg az élő állapotnak. Úgy látszik, hogy a fehérjék és lipoidok nem különülnek el teljesen egymástól a kloroplasztiszban, hanem inkább lipoidokban gazdagabb és szegényebb rétegek váltakozásáról van szó. A kloroplasztiszok által kibocsátott fluoreszcens fény polarizációs állapotára vonatkozó vizsgálatokból pedig arra követ-

keztettek, hogy a klorofillmolekulák elhelyezkedésében nincs olyan nagyfokú, tökéletes rendezettség, mint azelőtt hitték. Ezzel kapcsolatban feltételezik, hogy az asszimilációs festékeket hordozó membránok felülete – tekintettel arra, hogy azokat részben óriásmolekulák alkotják – nem sík, hanem hullámos. Ez a körülmény már önmagában előidézheti a határfelülethez kötődő festékmolekulák nem egészen egyöntetű orientációját. Ennek ellenére az asszimilációs pigmentek (elsősorban a klorofillok) többé-kevésbé orientált elhelyezkedése nagyon valószínű. Alátámasztják ezt a feltevést a fényenergia elnyelésére és vezetésére vonatkozó vizsgálatok is, mert a kloroplasztiszokban végbemenő, minden jel szerint közvetlen energiaátadás csak egymáshoz közel levő és bizonyos fokig orientált molekulák között lehetséges. A számítások szerint a klorofillmolekulák egymástól való távolsága nem éri el a 100 Å-öt, s így a közvetlen energiaátadásra megvan a lehetőség.

A most tárgyalt probléma szempontjából is érdekes és egyébként is fontos kérdés a kloroplasztiszok fejlődése (16. ábra). Merisztematikus (fiatal, osztódó) sejtek citoplazmájában elektronmikroszkópban láthatók igen apró, hártyával határolt testecskék, amelyek a megfigyelések szerint kloroplasztiszokká fejlődhetnek. A testecskék felületi membránjának betűrődéséből, majd lefűződéséből fejlődnek a sztróma- és gránavezikulumok, de csak fény hatására. Fény hiányában a fiatal színtestekben kialakult vezikulumok apró hólyagocskákra darabolódnak, és szorosan egymás mellé helyezkedve szabályos szerkezetű képződményt alakítanak ki a fiatal plasztisz, az ún. *proplasztisz* belsejében. Ezeket nevezték korábban primér gránumoknak, újabban *prolamelláris test*nek. Fény hatására a prolamelláris testből nőnek ki a normális grána-, ill. sztrómavezikulumok (28/a kép). Megjegyezzük, hogy a prolamelláris test finomabb szerkezete még nem egészen tisztázott kérdés. Feltevés szerint csőszerű képződménye szabályos, egymást keresztező, rácsszerű elrendeződéséből adódik. Az a tény, hogy normális lemezes szerkezetű kloroplasztiszok csak fényben, tehát klorofill képződésével egyidejűleg alakulnak ki, azt látszik bizonyítani, hogy a vezikulum képződése, valamint a klorofill-szintézis egymással összefüggésben történik, és e tekintetben nincs különbség a grána, ill. a sztróma vezikuláris rendszere között.



16. ábra. A kloroplasztisz fejlődésének vázlata: a lamellák kialakulása normális fényviszonyok között a plasztisz felületi hártyájának betüremléseire vezethető vissza (bal oldalon), sötétben viszont ún. prolamelláris testből képződnek (jobb oldalon)

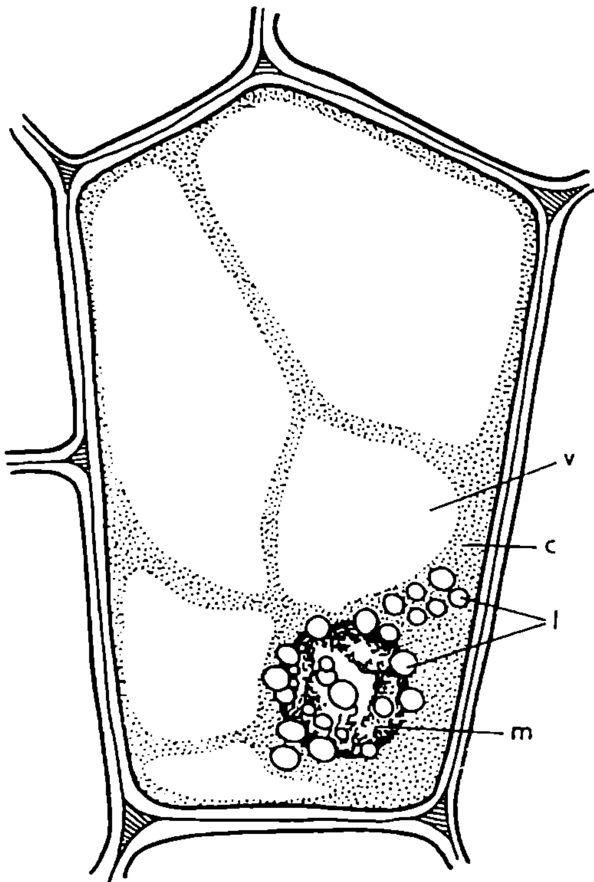
A kloroplasztiszok osztódását ugyancsak megfigyelték már elektronmikroszkóppal a fokozatos befűződés és a verzikuláris rendszer kettéválásának különböző stádiumaiban (28/b kép).

A kloroplasztisz struktúrájának ki-

alakulásában természetesen döntő szerepet játszanak az örökletes tényezők. E tekintetben érdekes kísérletet végeztek olyan növényekkel, amelyekben a kloroplasztisz valamelyik színanyaga – mutáció révén – nem alakul ki.

Röviden szólnunk kell azokról a vizsgálatokról, amelyek a fotoszintézis egyes részletfolyamatainak lokalizációját igyekeztek megállapítani a kloroplasztisz struktúrában. Az óvatosan végrehajtott frakcionális kísérletek során úgy tűnt, hogy a sztróma-alapállománytól megfosztott, izolált gránumokban végbemegy a víz fotolitikus elbontása, a *Hill*-reakció, s létrejönnek a széndioxid megkötéséhez és a keményítő képződéséhez energiát szolgáltató vegyületek, a redukált piridin-nukleotidok és foszforilálás révén az ATP (adenozintrifoszforsav). A fotoszintézis egyéb folyamatainak enzimjei viszont könnyen kioldhatók a kloroplasztiszokból, amely arra vall, hogy ez utóbbiak a sztróma alapállományában lokalizálódnak. Eszerint itt történnék a széndioxid redukciója glicerin-aldehid-3-foszfáttá, miközben felhasználódnak a redukált piridin-nukleotidák és az ATP. Végül úgy tűnik, hogy itt szintetizálódik a keményítő.

Összefoglalásként a fotoszintetikus apparátus (a szénasszimilációra képes színtestek) általános alapvető sajátosságait az alábbiakban jelölhetjük meg. Kémiai szempontból jellemző a fényenergia elnyeléséért felelős asszimilációs pigmentek, elsősorban a klorofillok jelenléte, speciális enzimek, továbbá a rendkívül magas lipoid tartalom, amely a szárazanyag 20—40%-át teszi ki. Ultrastrukturális szempontból feltűnő a kifejezett rétegzettség, amely minden jel szerint szoros összefüggésben van a magas lipoid-tartalommal, pontosabban mondva: protein és lipoprotein fázisok elkülönülésével. A pigmentek – legalábbis azok egy része – rendezett állapotban, feltehetően monomolekuláris rétegekben helyezkedik el, amely körülménynek jelentős szerepe lehet a fényenergia elnyelésében és továbbításában.



17. ábra. Sejtmag körül elhelyezkedő leukoplasztiszok parenchima-sejt citoplazmájában: v – vakuólum; c – citoplazma; l – leukoplasztisz; m – sejtmag;

A többnyire sötétben levő szervekben, gyökerekben, rizómákban, gumókban, de fejlődő magvakban is, főként a raktározó parenchima-szövet sejtjeiben színtelen plasztiszok, ún. *leukoplasztisz*ok vannak (17. ábra). Az ismert kettős membrán határolja őket, belsejükben azonban nem alakul ki lamelláris szerkezet. Ha a leukoplasztiszok fényre kerülnek, megzöldülhetnek, azaz kloroplasztisszá alakulhatnak, amelynek során a lamellák kifejlődnek. A leukoplasztiszokban az odavándorló cukorból ún. raktározott keményítő képződik, amely többnyire nagyobb és bonyolultabb felépítésű szemcséket alkot, mint a kloroplasztiszokban az asszimiláció során keletkező, ún. asszimilációs keményítő (29/a és b kép). A nagy, raktározott keményítőszemek gyakran feltűnően rétegzettek, és alakjuk, ill. szerkezetük jellemző az illető fajra (29/c kép). Aszerint, amint a leukoplasztiszban egy vagy több centrum körül történik a keményítő képződése, egyszerű és összetett keményítőszemeket különböztetünk

meg. Polarizációs mikroszkópban megállapítható, hogy szerkezetük kristályos (29/d kép). Egy-egy keményítőszem azonban nem egyetlen kristály, hanem benne sok, szubmikroszkópos méretű kristályos részecske – a centrum körül kialakult rétegben sugarasan – helyezkedik el.

A kloroplasztiszokban, főként ősszel, a lombszíneződés idején, valamint termések érésekor elbomlik a klorofill, és a már csak sárga színű festékanyagokat (karotin, xantofill) tartalmazó színtesteket *kromoplasztiszok*nak nevezzük. A klorofill elbomlásával eltűnnek a jellegzetes lamellák is, és az elektronmikroszkópban vagy finom fonalas, vagy globuláris szerkezet ismerhető fel a kromoplasztiszokban (30. kép).

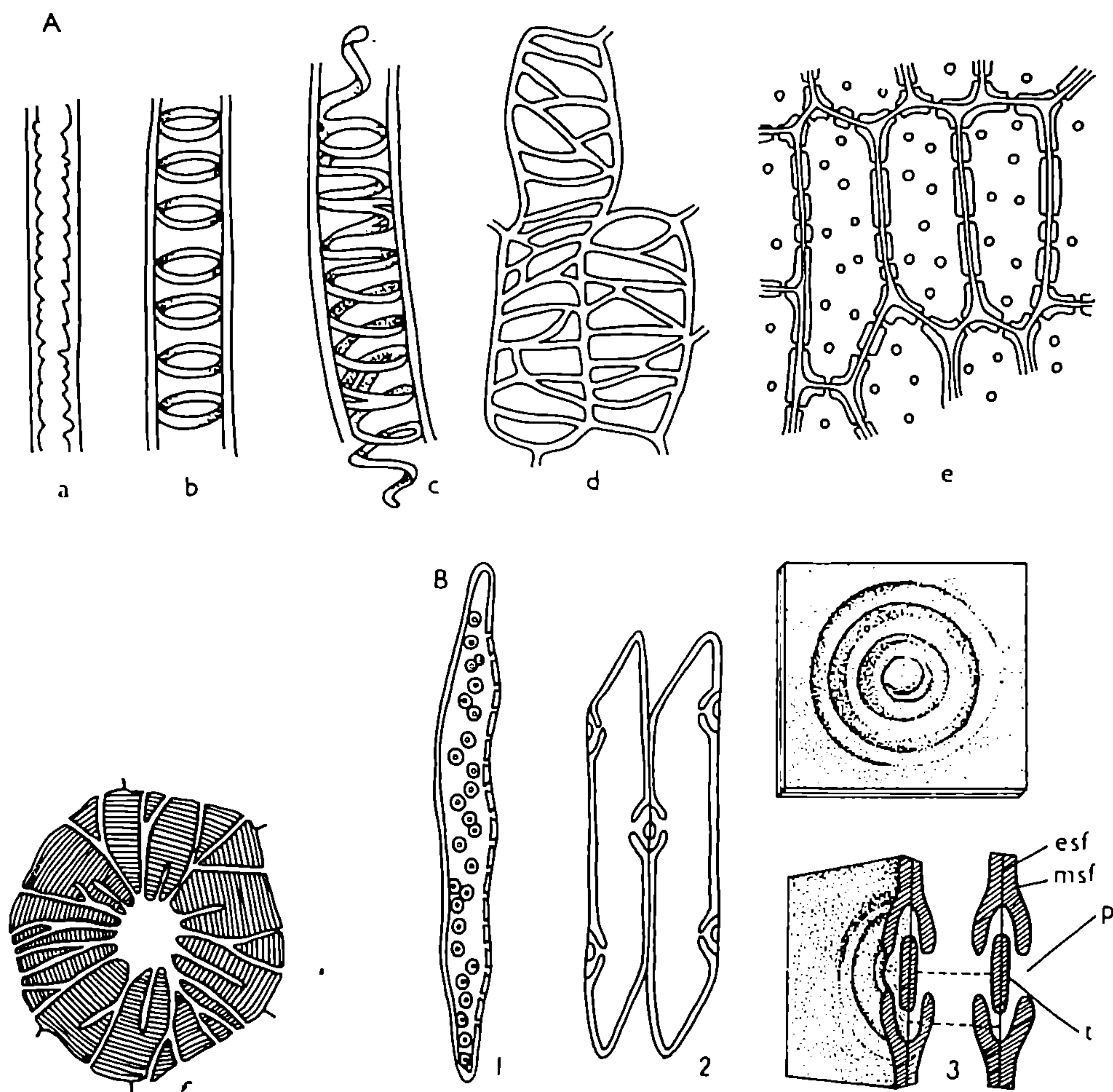
A SEJTFAL

Az első mikroszkopizáló természetbúvárok – a XVII. században – a növények sejtes felépítését fedezték fel először, az állatok testéről csak jóval később állapították meg ugyanezt. Az akkori idők kezdetleges mikroszkópjaival ugyanis csak az erősen fénytörő sejtfalakat vehették észre. Ennek sajátságait azután igen részletesen leírták a későbbi kutatók.

A sejtfalat a citoplazma hozza létre a saját felületén. A fal – legalábbis kialakulása után – már nem tekinthető élőnek, azonban mégis fontos szerepe van a sejt és az egész szervezet működésében. Fő funkciója a szilárdítás és a sejtek jellemző alakjának a megszabása, de része van – ha csak passzívan is – a táplálék felvételében és szállításában. A protoplazma pusztulása után sem válik az elhalt sejt fölöslegessé, hiszen a test szilárdítását és a víz szállítását többnyire már „élettelen", csupán a sejtfallal rendelkező sejtek végzik; a fák törzse és ágai, tömegük túlnyomó részében ilyen sejtekből állnak.

A sejtfalnak igen nagy jelentősége van a gyakorlatban is. A mindennapi élet számtalan használati tárgya készül fából vagy növényi rostokból. Példaként az utóbbira elég talán csak a ruházatot említeni. A sejtfal jelenti az alapanyagot a faipar, a papíripar, nagyrészt a textilipar számára, és a vegyipar mindazon ágaiban, ahol a kiindulási anyag a cellulóz. Mindehhez hozzátehetjük, hogy a kőszén is – bár sok millió évvel ezelőtt élt — de mégis növényekből, azok sejtfalából lett.

A sejtfal keletkezése sejtosztódáskor figyelhető meg. Az elektronmikroszkópos vizsgálatok szerint a mitózis telofázisában egyre több vezikulum sorakozik fel a citoplazmában a leendő sejtfal helyén, majd ezek összeolvadnak elhatárolják egymástól a két új sejtet (31. kép). Rövidesen ezután már kimutatható, hogy mindkét sejt citoplazmájának a felületén külön-külön vékony, ún. *elsődleges* (primér) sejtfal van, mely kémiailag pektinből és cellulózból áll, a szomszédos sejtek elsődleges falai között pedig meszes pektinből álló ún. ragasztóréteg alakul ki. A továbbiakban a citoplazma újabb cellulóz-állományú sejtfalrétegeket képez, mellyel befelé vastagítja a sejtfalat. Ez a *másodlagos* vagy szekunder sejtfal. A kifejlett sejt fala nem mindenütt egyforma vastag, hanem vékonyabb és vastagabb helyek váltakoznak rajta, és e tekintetben nagy a változatosság. Ennek oka, hogy a másodlagos sejtfalrétegek nem képződnek mindenütt (18. ábra). Gyakori eset, hogy a sejtfal nagyrészt megvastagszik, azonban kicsiny kör vagy ovális alakú helyeken ún. gödörkék formájában vékony marad, azaz ott csak az elsődleges sejtfalak vannak meg. A gödörkék a szomszédos sejtek falain pontosan egymással szemben szoktak kialakulni (32/a kép), és a vékonyan maradt falrészleteken keresztül – mint ezt ma már biztosan tudjuk – cito-

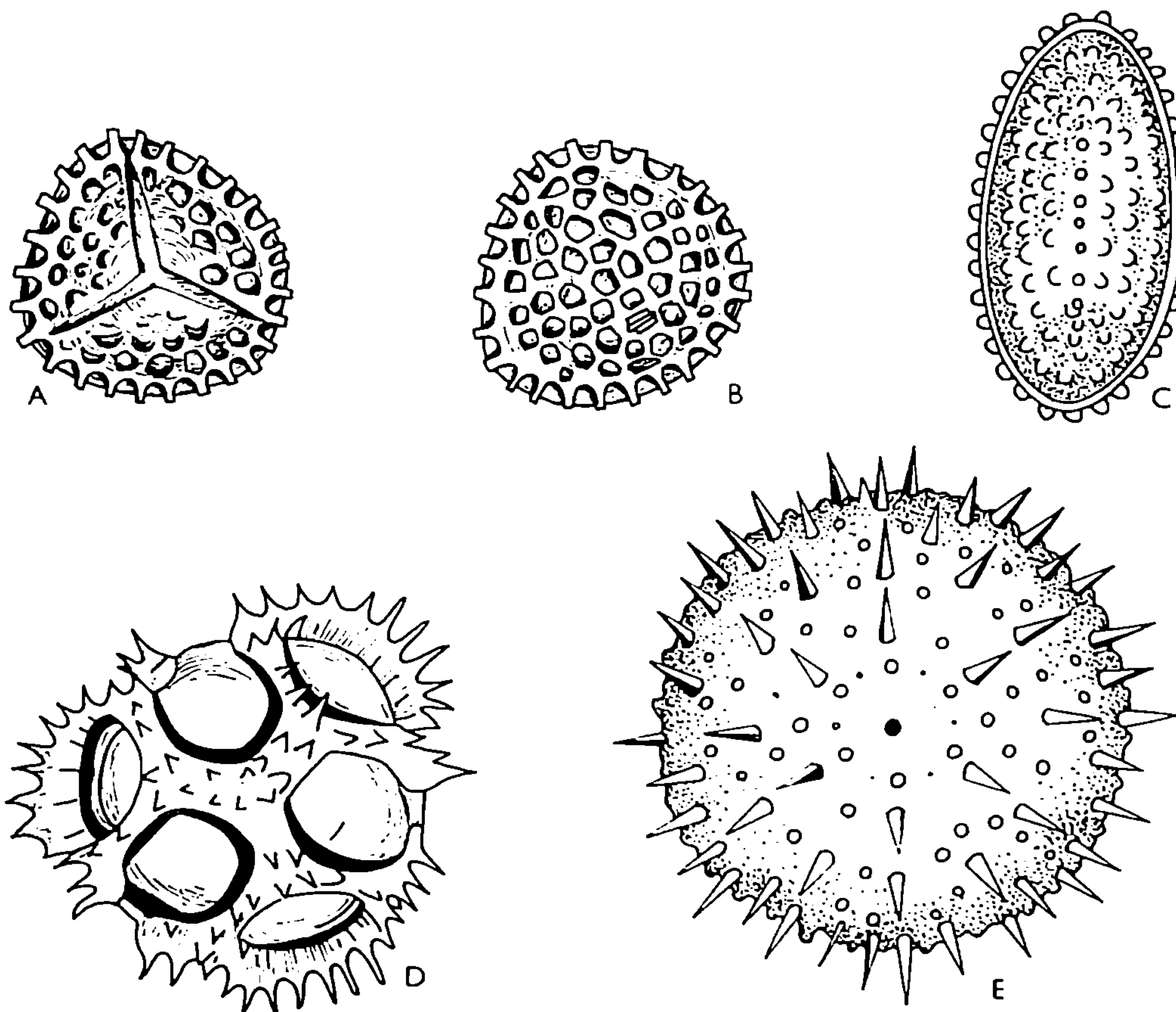


18. ábra. A – a centripetális sejtfalvastagodás gyakoribb formái: a – csapos; b – gyűrűs; c – spirális; d – hálózatos; e – gödörkés, csatornás vastagodás; B – az udvaros gödörkés (vermes) vastagodás: 1. udvaros gödörkék felülnézetben egy tracheida falán; 2. udvaros gödörkék metszetben; 3. az udvaros gödörke modellje különböző irányból nézve; esf – elsődleges sejtfal; msf – másodlagos sejtfal; p – pórus; t – tórusz

plazmaszálak, ún. *plazmodezmák* húzódnak át egyik sejtből a másikba. A gödörkék tehát lehetővé teszik, hogy a szilárd fallal határolt, s így egymástól elválasztott sejtek között plazmatikus kapcsolat alakuljon ki. Kifejezetten a test szilárdítását végző sejtek, ún. szklereidák esetében a fal erősen megvastagszik, és a gödörkékből hosszú csatornák lesznek (32/b kép). A vastag sejtfalakon – keresztmetszetben – rétegzettség igen jól megfigyelhető, ami arra vall, hogy – mint már említettük – a citoplazma lépésről lépésre hozta létre a másodlagos sejtfalat oly módon, hogy újabb és újabb szekunder rétegeket rakott le belülről az először kialakult elsődleges falra. A vízszállító sejtek (tracheidák) és az ún. edények (tracheák) fala viszont nagyrészt vékony marad, csupán egymás fölött levő gyűrűk vagy összefüggő spirális vonal mentén vastagszik meg (32/c kép), amely nem engedi, hogy az egyébként vékony falú, hengerszerű sejtek összenyomódhassanak, a vízszállítást pedig nem akadályozza. Ugyancsak vízszállító elemek falában található az ún. udvaros, vagy vermes gödörkés vastagodás, amely felülnézetben kettős körnek látszik

(18. ábra B és 32/d. kép). Az említett esetekben az új falrétegek a sejt belseje felé képződtek, befelé történő ún. centripetális vastagodást eredményeztek. Spórákon, virágporszemeken, amelyek az ún. spóra-, ill. pollen-anyagsejtek belsejében keletkeznek, kiálló csapok és lécek formájában külső, centrifugális sejtfalvastagodások jönnek létre (19. ábra). A sejtfalvastagodási formák fénymikroszkóppal jól felismerhető sajátságok.

A sejtfal ultrastruktúrájának felderítése polarizációs mikroszkópos, röntgendiffrakciós és elektronmikroszkópos kutatásoknak köszönhető. A polarizációs mikroszkóp, mint azt a kloroplasztisznál is láttuk, módot nyújthat arra, hogy – ha közvetve is, de – bepillantást nyerjünk a molekuláris szerkezetébe. A polarizációs mikroszkópban a tárgyakat sarkított (polarizált) fényben vizsgáljuk, és a tapasztalt fényjelenségből megállapíthatjuk, hogy a tanulmányozott anyag képes-e a sarkított fény polarizációs állapotát befolyásolni, azaz kettősen fénytörő-e, és ha igen, milyen mértékben és módon. Mindez azért fontos, mert a kettőstörés megléte, ill. annak hiánya az anyagszerkezet következménye, éspedig olyan értelemben, hogy a rendeződött (pl. kristályos) szerkezet kettőstörést eredményez, a rendezetlen szerkezet pedig nem jár ezzel. A sejtfal polarizációs mikroszkópban általában kettőstörőnek bizonyul, ami arra vall, hogy molekulárisan rendezett felépítésű (33.



19. ábra. Centrifugális falvastagodású sejtek: A – a korpafű spórája felülről nézve; B – a korpafű spórájának alsó oldala; C – gomba *(Plicaria badia)* spórája; D – az *Althaea rosea* virágporszeme; E – a mezei katáng virágporszeme

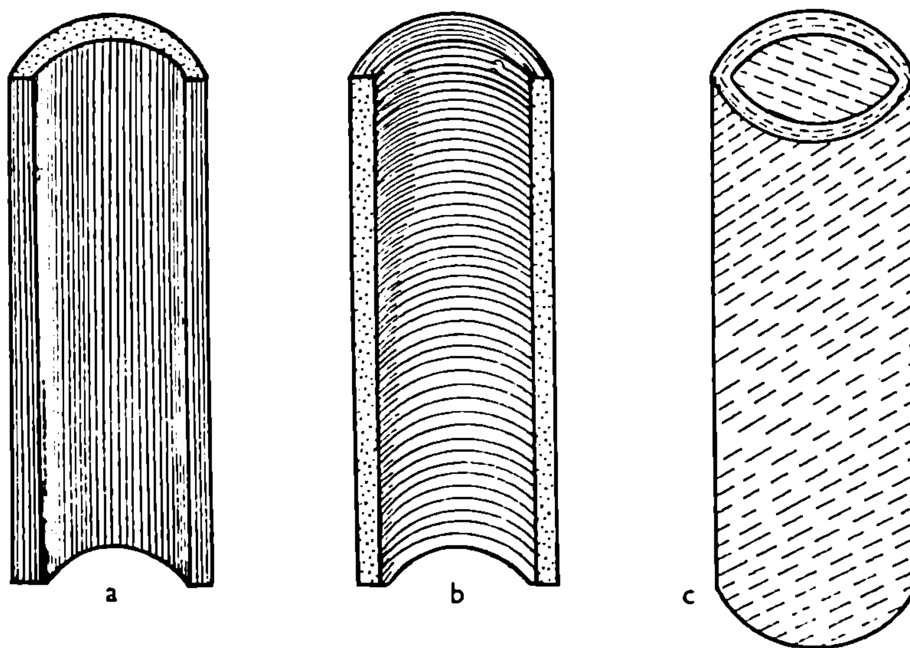
kép). Ahhoz azonban, hogy e felépítés módjára egy-egy esetben következtethessünk, ismernünk kell a sejtfal kémiai szerkezetét is.

Kémiai összetétel szempontjából a sejtfal nem egységes. Savas és lúgos kezeléssel többféle anyag, így minden sejtfalból pektin és hemicellulóz, fásodott falú sejtekből lignin is, parásodott falú sejtekből szuberin is stb. kioldható anélkül, hogy optikai tulajdonságaik lényegesen megváltoznának. Az oldási eljárások után a (látszólag változatlan) sejtfal kémiailag már egységes és csupán cellulózból áll. Megállapíthatjuk tehát, hogy a cellulóz kiváltságos szerepet tölt be a sejtfalban, vagyis ún. *vázanyag*. Elsősorban ez a vegyület felelős a sejtfal fizikai tulajdonságaiért, és amikor a továbbiakban a sejtfal szerkezeti sajátságairól beszélünk, mindig a cellulózváz struktúráját értjük ezen.

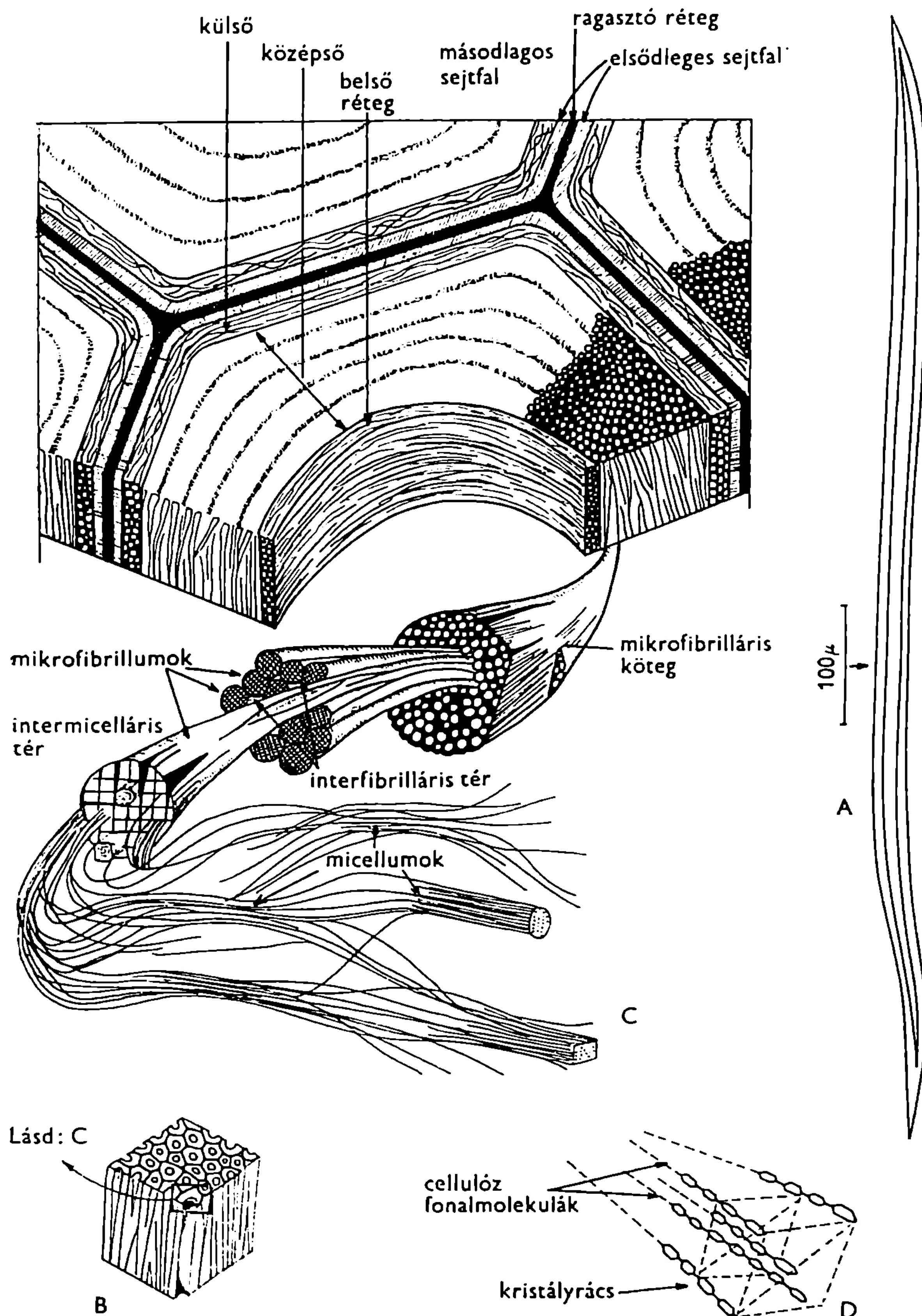
A cellulóz – kémiai tekintetben – a poliszaccharidok közé tartozik. Szőlőcukor- (β – d – glukóz) molekulák polimerizációja révén keletkezik, víz kilépése közben. Képlete $(C_6H_{10}O_5)n$. Szerkezeti szempontból fontos, hogy a cellulóz molekulája hosszú, nem elágazó, láncszerű.

Ez ismeretek birtokában, a kettőstörés vizsgálatával sikerült meghatározni a cellulózmolekula-láncok lefutásának irányát az egyes sejtek falában (20. ábra). E kutatások szerint pl. a hengeres vízszállító edények falában megközelítően haránt irányban, körkörösen, a rostok falában pedig a sejt hossztengelyéhez közel álló, igen meredek csavarvonalban helyezkednek el. A vízszállító sejtekben ferde csavarvonalszerűen futnak le a cellulózmolekulák. A gödörkék körül – polarizációs mikroszkópban – szimmetrikusan négy fényfolt jelenik meg, amelyből következtetni lehet arra, hogy a molekulaláncok a gödörke szélén körkörösen futnak.

Röntgensugárral végzett szerkezeti vizsgálatok, amelyek a sugaraknak a tanulmányozott anyag atomjain (ill. atomcsoportjain) történő elhajlásán és interferenciáján alapulnak, arra az eredményre vezettek, hogy a sejtfal struktúrájának rendezettsége nemcsak abból áll, hogy a molekulák meghatározott irányban, párhuzamosan futnak egymással, hanem abban is, hogy a cellulózláncok – legalábbis helyenként – a tér mindhárom irányában szigorúan meghatározott rendbe, ún. *kristályrács*ba tömörülnek (21. ábra, D). A kristály-



20. ábra. A cellulózmolekulák, ill. micellumok lefutási irányának főbb típusai hengeres sejtek falában: A – hosszanti; B – gyűrűs; C – spirális



21. ábra. A cellulóz-sejtfal mikroszkópos, szubmikroszkópos és molekuláris felépítésének térbeli vázlata: A – egy rost hosszmetszete; B – egy rostköteg részlete; C – a rost sejtfalának réteges, fibrilláris, mikrofibrilláris, micelláris, kristályos és D – molekuláris felépítésének vázlata

rácson belül az egyes cellulózmolekulák meghatározott távolságra (néhány Å-re) vannak egymástól, és olyanképpen helyezkednek el, mintha minden molekulalánc egy négyoldalú, kissé ferdeszögű hasáb hosszanti élei mentén, ill. a hasáb hosszanti tengelyvonalában húzódna végig. A röntgenvizsgálatokból ugyanekkor azt is megállapíthatták, hogy a sejtfal nem teljes egészében kristályos, hanem a kristályos részletek *(micellumok)* közé olyan részletek iktatódnak, amelyekben a cellulózmolekulák csak többé-kevésbé vannak párhuzamosan és nem tömörülnek kristályrácsba (21. ábra, C). A kristályos részletek (micellumok) méreteit és alakját is sikerült nagy valószínűséggel meghatározni. Alakjuk hosszú hasábhoz, vagy még inkább léchez hasonlít, amelynek szélessége kb. 60—70 Å, vastagsága kb. 40—50 Å, és hosszúsága valószínűleg változó, de legalább 600 Å. Egy-egy ilyen micellumban kb. 100 cellulózmolekula foglalhat helyet, amelyek a micellum hosszanti tengelyével párhuzamosan futnak. A cellulóz egyes fizikai tulajdonságaiból arra lehet következtetni, hogy a cellulózmolekula-láncok, nem végződnek a micellum két végénél, hanem folytatódnak lazábban, nem kristályos rendben; — majd bizonyos távolságon túl ismét micellumba rendeződnek. E feltevés szerint a sejtfalban nagyobb szerkezeti egységenként ún. *micelláris kötegek* (más néven: *elemi rostok)* vannak, amelyek hosszukban váltakozva kristályos (micellum) és nem kristályos részletekből állnak.

A sejtfal szubmikroszkópos struktúrájának további felderítése az elektronmikroszkópos vizsgálatoknak köszönhető, melyeknek nagy előnye az előzőekben érintett polarizációs mikroszkópi és röntgenmódszerekkel szemben, hogy a tárgy finomabb felépítéséről közvetlen képet ad, míg az előző módszerekkel végzett megfigyelésekből – olykor meglehetősen bonyolult módon – csupán következtetni lehet a finomszerkezeti sajátságokra. Megjegyezzük azonban, hogy az elektronmikroszkópos vizsgálat keresztülvitele itt sem könnyű, mert az elektronsugarak – mint tudjuk – csak rendkívül vékony anyagrétegeken képesek áthatolni. Egyetlen sejtfal is túl vastagnak bizonyult, és csak akkor sikerül elfogadható képet kapni róla, ha a sejtfalat, miután kémiailag tisztították, rétegeire szedték szét és egyetlen vékony réteget helyeztek az elektronmikroszkópba. Ilyenkor meglepő kép tárul a vizsgáló szeme elé. A sejtfal, amely fénymikroszkópban egyneműnek, átlátszónak tűnik, a valóságban vékony fonalak (cellulózfonalak) sűrű szövedékéből áll (34. kép). E fonalak azonban nem azonosak az előzőkben emlegetett elemi rostokkal (micellumokkal), mert jóval vastagabbak azoknál; átmérőjük általában 200—300 Å (21. ábra, C). Az elektronmikroszkópban látható cellulózfonalakat *mikrofibrillumok*nak nevezték el, és nagyon valószínű, hogy egy-egy ilyen mikrofibrillum néhány elemi rostból (micellumból) áll. A mikrofibrillumok hosszúságát nem lehetett megállapitani, mivel természetes végződésüket még nem sikerült megfigyelni a sejtfalban. Joggal feltételezhető, hogy meglehetősen hosszúak, és egyes esetekben valószínűleg megközelítik, sőt elérik a milliméteres nagyságrendet!

Az elektronmikroszkópos kutatás tehát arra az új felismerésre vezetett, hogy a sejtfalban vannak olyan szerkezeti egységek, amelyek az elemi rostoknál nagyobbak (vastagabbak), pontosabban mondva: az elemi rostokból épülnek fel, ugyanakkor még olyan vékonyak, hogy fénymikroszkópban nem láthatók. A sejtfalat, helyesebben a sejtfalvázat e szerkezeti egységeknek, a mikrofibrillumoknak a szövedéke alkotja. A mikrofibrillum-szövedék – alapjában véve – kétféle lehet. Az egyik esetben rendezetlennek tűnik, a másik esetben a mikrofibrillumok rendezetten, egymással többé-kevésbé párhuzamosan helyezkednek el (34. kép). Az előbbi struktúra általában az először kialakuló, ún. elsődleges sejtfalrétegre jellemző. A rendezetlenség itt sem teljes, mivel a mikrofibrillumok mindig a sejtfal síkjaiban helyezkednek el. A „rendezetlenség" megjelölés azt fejezi ki, hogy ebben a síkban különböző irányban húzódnak. A mikrofibrillumok párhuzamos rendeződése általában a később létrejövő, ún. másodlagos sejtfalrétegekre jellemző. Ugyanakkor feltűnő, hogy a mikrofibrillumok lefutásának iránya az egymás mellett levő rétegekben többnyire

változó. Jellegzetesen alakul a mikrofibrillum-szövedék olyan sejtfalakban, amelyek szomszédos sejteket választanak el egymástól. Itt a már említett gödörkék helyén pórusok képződnek, a mikrofibrillum-szövedékben, amelyeken keresztül a szomszéd sejtek protoplazmája érintkezik egymással (35. kép).

Érdemes rámutatni arra a körülményre, hogy az elektronmikroszkópos kutatások amellett, hogy új felfedezésekhez vezettek pl. a mikrofibrillumok felismerését illetően, ugyanakkor megerősítették a korábbi, polarizációs mikroszkópi vizsgálatok eredményeit, elsősorban a cellulózmolekulák elrendeződését és irányítottságát illetően. Ez természetes is, hiszen a mikrofibrillumok végeredményben cellulózmolekulákból épülnek fel, és ez utóbbiak iránya párhuzamos a mikrofibrillumok hossztengelyével.

A növényi sejtek fala, mint láttuk, meglehetősen bonyolult képződmény, amely a fénymikroszkóppal is jól látható rétegzettségen belül még több egyre kisebb szerkezeti egységből épül fel – határozott törvényszerűség szerint. E szerkezeti egységek: a cellulózmolekula; a cellulózmolekulák kristályrácsa; az elemi rost (micelláris köteg), a mikrofibrillum és végül a fibrillumok szövedékéből alakuló sejtfalréteg. Hangsúlyoznunk kell azonban, hogy a sejtfal – természetes állapotában – nemcsak vázból áll, hanem, mint korábban már említettük, számos más alkotórészt (pektin, hemicellulóz, lignin, szuberin stb.) is tartalmaz alapanyagszerűen, amely utóbbiak a váz különböző nagyságrendű hézagait, üregeit (intermicelláris üregek, interfibrilláris üregek) töltik ki. Csak a sértetlen teljes sejtfal képes megfelelni mindazoknak a követelményeknek és igénybevételnek, amelyek a sejt, illetve a növény élete során reá hárulnak.

Összefoglalásként megállapíthatjuk, hogy *a növényi sejt protoplazmája* – eltekintve a plasztiszok, főként a kloroplasztisz létezésétől – *finomszerkezeti sajátságaiban és funkcióiban lényegében megegyezik az állatok sejtjeivel.* (Az állati sejt felépítéséről, s a protoplazma általános, alapvető, fizikai, kémiai, strukturális és funkcionális jellemzőiről részletesebb képet nyújtanak azok a sejttani fejezetek, amelyek „A természet világa" előző, „Az élet alapjai" c. kötetében már korábban megjelentek.) A megegyezésekkel szemben ugyanakkor feltűnő különbségek is vannak, mint a szilárd sejtfal és a citoplazma terjedelmes vakuólum-rendszere. Ez utóbbiak kialakulása szoros összefüggésben van a zöld növények önálló, autotróf táplálkozásmódjával, amely viszont a kloroplasztiszok mint a fotoszintézis sejtorganellumának létezésén alapszik.

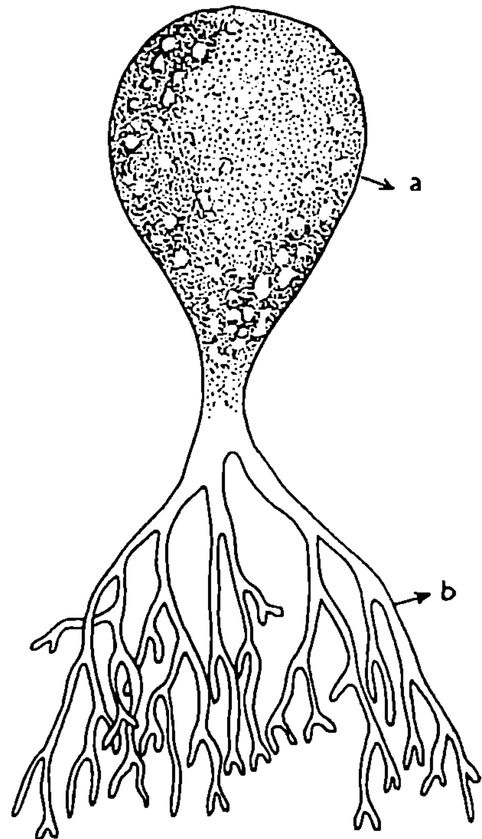
A SEJTDIFFERENCIÁLÓDÁS ÉS AZ ELEMI SZÖVETEK KIALAKULÁSA

A mintegy 400 ezer fajt számláló növényvilág alakgazdasága és testfelépítése rendkívül változatos. Alapvetően azonban mégis csupán három jellegzetes szerveződési típust tudunk megkülönböztetni, mégpedig az *egysejtűeket*, a *teleptestűeket* és a *hajtásos testű* növényeket. Vegyük vizsgálat alá a szerveződés bármely fokán álló fajokat, s azt fogjuk találni, hogy a testüket felépítő legegyszerűbb, összehangolt élettani egység: a sejt.

Az egysejtű növények minden életfunkcióját az egyetlen sejtből álló test végzi. Ennek következtében a környezet és a belső miliő változása hatással van az élőlény egészére. A teleptestű növények szervezetét már sok sejt építi fel, s így e sejteknek egymáshoz és a



22. ábra. Az *Euglena viridis*-nek egyetlen sejtje lát el minden életfunkciót (sz – szemfolt; v – vakuólum)



23. ábra. A soksejtmagvú *Botrydium granulatum* teste erősen differenciált: a – fejrész, kloroplasztokkal; b – rhizopódium

környezetükhöz való viszonya változó, ami szükségképpen elkülönüléshez vezet mind a funkciót, mind a felépítést illetően. A hajtásos növényekben a szárazföldi életmódhoz történt alkalmazkodás következtében a sejtek egymáshoz való viszonya még élesebben megváltozik, mivel számos fizikai, kémiai, ill. biokémiai hatásból kifolyólag további különbségek jönnek létre, amik egy-egy összehangolt sejtcsoport funkcióit még jobban leszűkítik.

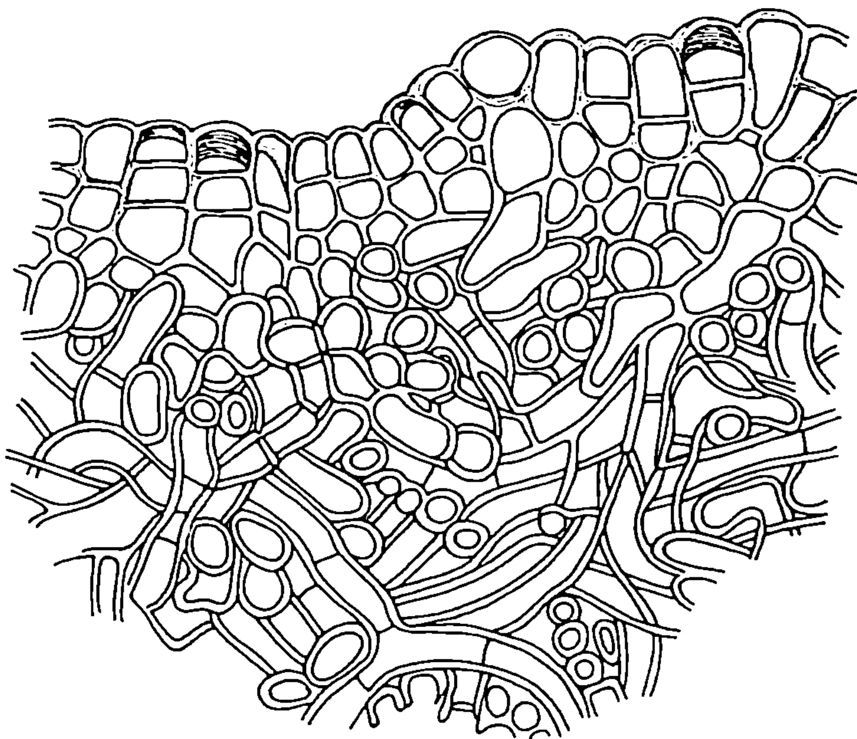
Végeredményben a növényvilág törzsfejlődése során fokozatosan csökken a lokálisan összetartozó sejtek, ill. sejtcsoportok funkciója, ami szükségképpen együtt jár a szerkezetbeli megváltozásokkal. Ma már hiába törekednénk arra, hogy egy szárastestű növény bármely szervéből a felépítő szövetek egy-egy sejtjét izolálva továbbneveljük, és az egysejtű élőlényekhez hasonlóan minden életfunkció végzésére bírjuk, nem érnénk célt. Az elkülönülés, a működésváltozás (differenciálódás) olyan mértékű, hogy a kiemelt sejt képtelen minden életfunkció ellátására.

A differenciálódás tehát az a folyamat, amelyben a sejtek anyagcseréje mindinkább jellegzetes irányt vesz fel, ami a sejtek specifitásához vezet.

A működésmegoszlás egysejtű szervezetekben is kialakulhat. Ilyen pl. az *Euglena* egysejtű ostorosmoszat teste. Benne határozott kétirányú (bipoláris) szerveződés állapítható meg. A test egyik pólusa hosszú ostorban végződik, amely alatt egy fényérzékeny piros szemfolt helyezkedik el. Sőt az állati szervezetre jellemző lüktető vakuólum is megfigyelhető itt (22. ábra).

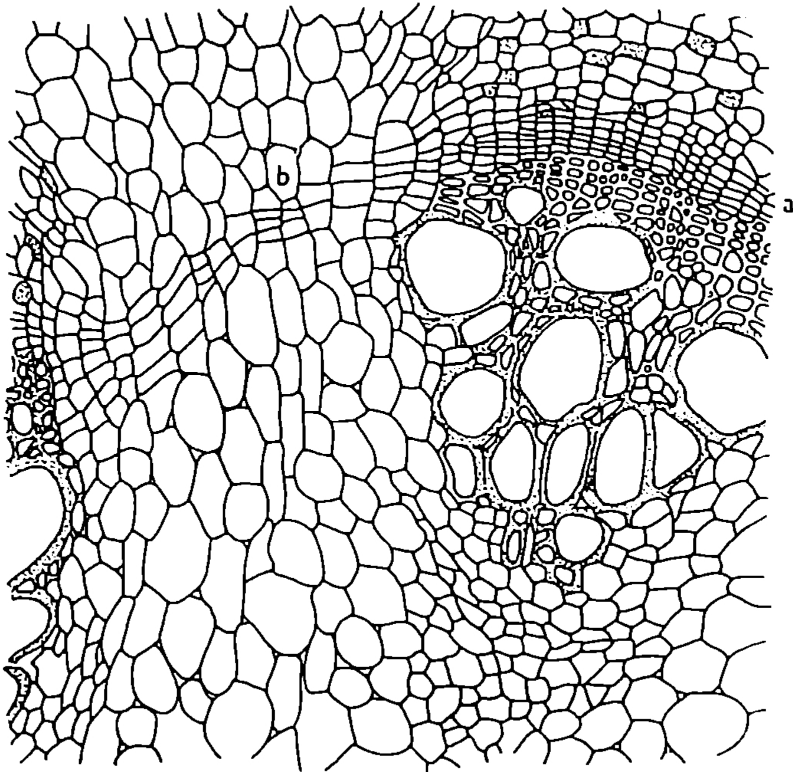
Jellegzetesen differenciált számos sárgászöldmoszat teste, mint pl. a *Botrydium granulatum*é (23. ábra). Ez a növény soksejtmagvú – polyenergidás – szervezet. Sejtjének alsó része a talajhoz tapad, és ennek folytán gyökérszerűen elágazik. Ebben az alsó részben zöld színanyagot tartalmazó színtestek (plasztiszok) nem képződnek. Felső része rövid nyaki részre és gömbölyű fejre különül. A feji részében számos élénkzöld kloroplasztisz található. Ez az egyetlen sejtfallal határolt szervezet jelentősen differenciált állapotot képvisel, és testének tagoltsága, testpólusainak eltérő szerveződése nagyfokú működésmegoszlásra utal.

A teleptestű növények nem minden esetben tagoltabbak a *Botrydium granulatum*nál, de jellegzetes eltérésük tőle az, hogy sok sejtből épülnek fel. A kerületen elhelyezkedő sejtek fokozottabban ki vannak téve a környezeti hatásoknak, amelyek sokszor kedvezőtlenek a szervezetre nézve. Ezért a növény kénytelen alkalmazkodni és védekezni. A felületen elhelyezkedő sejtek ennek következtében vé-



24. ábra. A *Sclerotina sclerotiorum* gomba testének keresztmetszete

dő réteget alkotnak, s magukat a külvilágtól elhatárolják (24. ábra). Beljebb ilyen fokozottabb védelemre nincs szükség, ezért a belsőbb sejtek csoportjai más irányú szerveződést mutatnak. Vannak olyan sejtek, amelyek egységesen a tápanyag készítését, az asszimilációt végzik, míg mások szállítják a test egyéb részeibe a nyers és kész tápanyagot. Ismét más sejtek vagy sejtcsoportok szaporító sejteket hoznak létre, és ezáltal nemcsak alakra, hanem működésre is elhatárolódnak a környezetüktől (25. ábra). Ily módon tehát a szervezettebb teleptestűekben már kialakulnak az azonos működésű és felépítésű sejtek csoportjai, az ún. *egyszerű szövetek.*



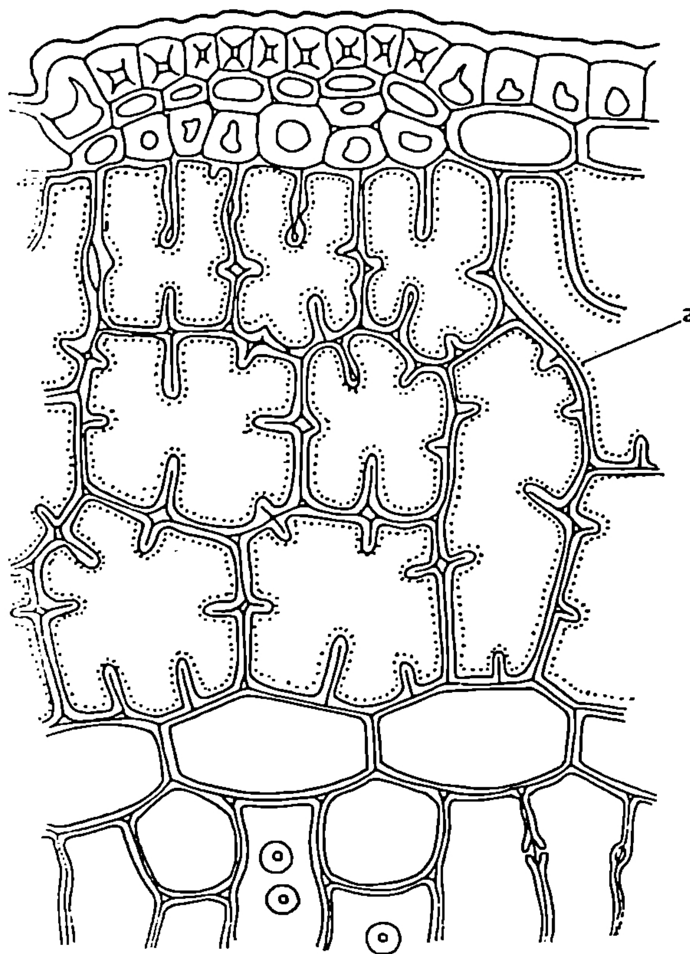
25. ábra. Osztódó szövetek az *Aristolochia sipho* szárában: a – I. merisztéma; b – II. merisztéma

A differenciálódás tehát *a funkció megoszlása mellett szerkezeti elváltozásokat is eredményez.* Sokkal kifejezettebb ez a továbbiakban a hajtásos növényekben, amelyeknek a szerkezeti sajátságaikból következtetni tudunk a szövet funkciójára. Alapvető fő funkciók összehangolt ellátására több szövet szorosabb kapcsolatba kerül egymással és nagyobb egységbe, *szövetrendszerbe* csoportosul; ebben az egyes összetevők, az egyszerű szövetek jellegzetes szerkezeti sajátságaik alapján határozottan felismerhetők.

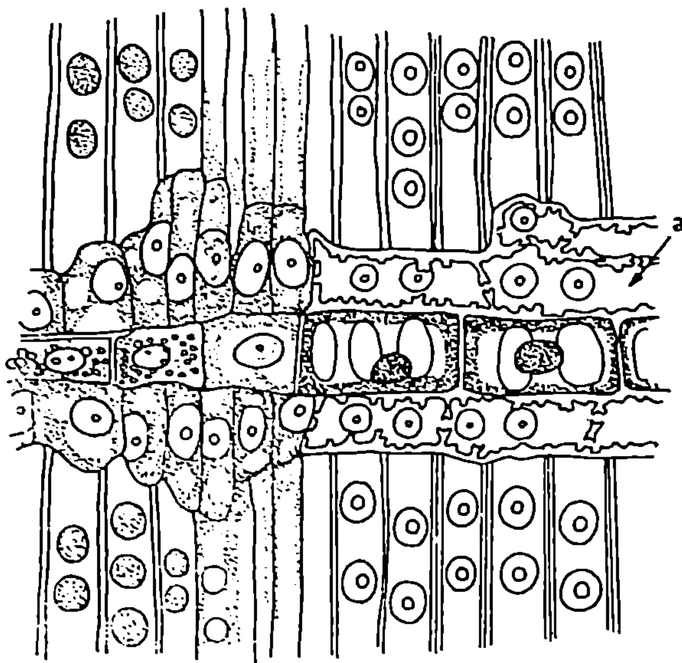
Az egyszerű szövetek egyik jellegzetes típusát képviselik az *osztódó szövetek, (merisztémák).* Közös sajátságuk, akárhol helyezkedjenek is el vagy bármilyen eredetűek legyenek: a nagy sejtmag, a dús plazmatartalom, a finomszerkezeti elemekben való gazdagság, és az erőteljes festődés. A legtöbb osztódó szövet sejtjei vékony falúak, kis méretűek, többnyire téglalap alakúak. Nagyobb vakuólumokat – legalábbis kezdetben – nem tartalmaznak. Bár ezek a szövetek külsőre igen hasonlítanak (26. ábra), abban mégis különböznek egymástól, hogy többnyire előre meghatározottan különféle szöveteket hozhatnak létre. A belőlük származó szövetek kialakulása jellegzetes, gyakran eltérő irányú osztódásaikra vezethető vissza, és rendszerint a sejt potenciál-változását, ill. élettani átrendeződését követi. Ezek a belső változások vezetnek a leszármazó szövetek kialakulásához, ami rövidesen szerkezeti (strukturális) differenciákban is megnyilvánul. Így pl. a szállítószövet-rendszert létrehozó merisztéma, az ún. *prokambium* a hajtástenyészőkúpban hosszúra nyúlt sejtjeivel tűnik ki. A belőle keletkező különféle szállítóelemek sejtjei megnyúltak maradnak, sőt a megnyúlás fokozódhat is, pl. a vízszállító sejt *(tracheida),* ill. a vízszállító edény *(trachea)* egyes tagjainak kialakulásakor vagy a rostok képződésekor, illetőleg a kész tápanyag-szállító rostasejtek és rostacsövek differenciálódásakor. Hamarosan olyan változások alakulnak ki, amelyek a leszármazott szöveteket még élesebben elkülönítik az osztódó szövetektől. Ilyenek lehetnek általában a sejtfal-vastagodások, vagy a plazma elhalása és felszívódása stb. Azokat a szöveteket, amelyek már nem osztódnak, tehát nem merisztémák, akár van bennük plazma, akár nincs, *állandósult vagy kialakult* (érett) *szöveteknek* nevezzük.

A magasabbrendű növények vegetatív és reproduktív szervei nagyobbrészt már nem osztódó, tehát kialakult szövetekből állnak. Azokban a növényekben, amelyek több évig élnek, pl. a fák törzsében vagy gyökereiben nemcsak olyan állandósult szöveteket találhatunk, amelyek a növekedő csúcsok merisztémáinak (osztódó szöveteinek) közvetlen leszármazottai, hanem olyanokat is, amelyek a szélességben történő testgyarapodás következtében másodlagosan kialakult merisztémákból jönnek létre. Előfordul, hogy a másodlagosan keletkező szövetek teljesen azonos felépítésűek az elsődleges állandósult szövetekkel, de lehetséges olyan eset is, amikor eltérő alakú és felépítésű elemekkel gazdagodnak, ennek következtében eltérnek az elsődleges szövetektől. Így látjuk ezt pl. az elsődleges és másodlagos bőrszövetrendszer szöveteiben.

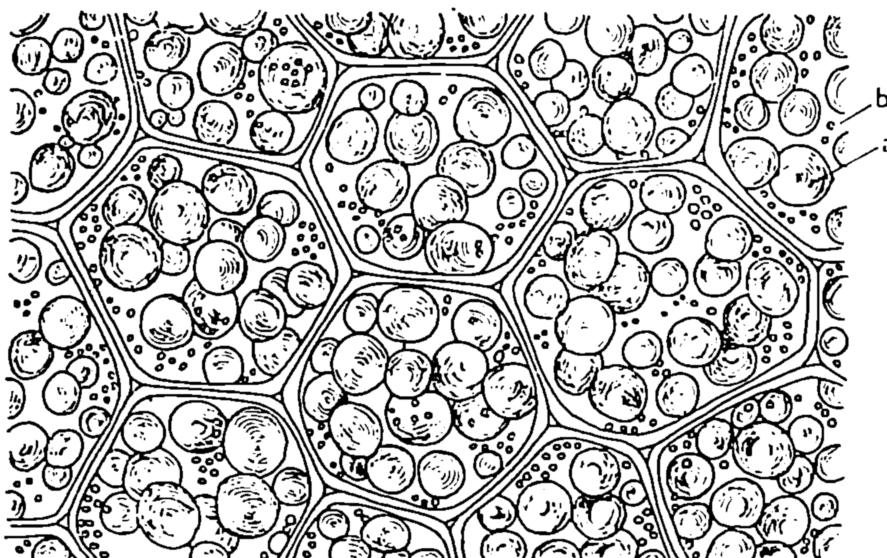
Az ún. kialakult szöveteket legegyszerűbb szerkezetbeli, ill. funkcióbeli különbségeik alapján áttekinteni. A legáltalánosabb előfordulású és egyben legváltozatosabb kialakulású és működésű növényi szövet a *parenchima*. Jellemzője, hogy sejtjei sokszögletesek, vagy legömbölyödöttek, olykor hossz- vagy haránt irányban kissé megnyúltak. Ilyen pl. sok lomblevél alapszövetében előforduló oszlopos parenchima, amelynek az is jellegzetessége, hogy gazdagon tartalmaz kloroplasztiszokat, tehát a lomblevélben az asszimiláció legfőbb helye. A parenchimának másik szintén jellegzetes formáját találjuk a fenyők tűlevelében. Ez az asszimiláló szövet nemcsak megnyúlt sejtekből áll, hanem a felületnagyobbodás érdekében a sejtek fala több helyen karhoz hasonlóan benyúlik a sejtüregbe. A benyúló karokon sorakoznak a kloroplasz-



26. ábra. Karos paliszád parenchima és transzfúziós szövet a fenyő tűlevelében



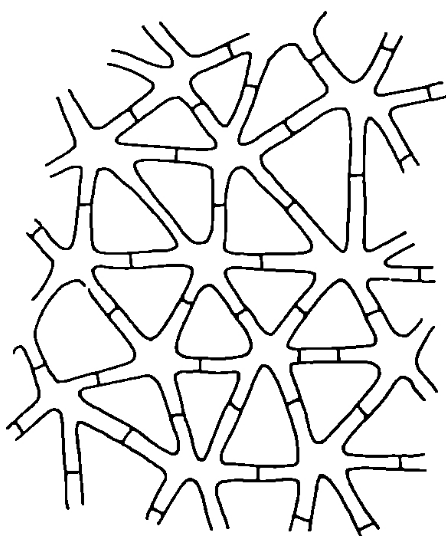
27. ábra. Haránt-trachlidák (a) a fenyő fatestének bélsugarában



28. ábra. A kókuszdió belső magfehérje szövetéből készült keresztmetszet (a – olajcsepp; b – fehérje - vakuólum)

tok. Ez a kiképzési mód lehetővé teszi, hogy a sejtfal mentén sokkal több zöld színtest helyezkedjen el, ami közvetlenül az asszimiláció intenzitását is fokozni tudja (27. ábra). A parenchima azonban nemcsak asszimilációt végezhet. Éppen a fenyők tűlevelében figyelhető meg a parenchimának egy másik jellegzetes formája: a *transzfúziós szövet.* Ennek sejtjei szállítást végeznek, de nem nyúltak meg hosszúra, hanem sokszögletesen, tompán gömbölydedek, tehát parenchimatikusak, s emellett a funkcióval összefüggő fontos sajátságuk az, hogy sejtfaluk vermes-gödörkésen vastagodott. Ez a vastagodási forma jellemzője általában a vízszállító elemeknek. Ahol vermes gödörke kialakul, ott vízszállító tevékenység folyik. Így lehet erről az egyébként parenchimatikus szövetről is megállapítani a transzportáló funkciót (27. ábra).

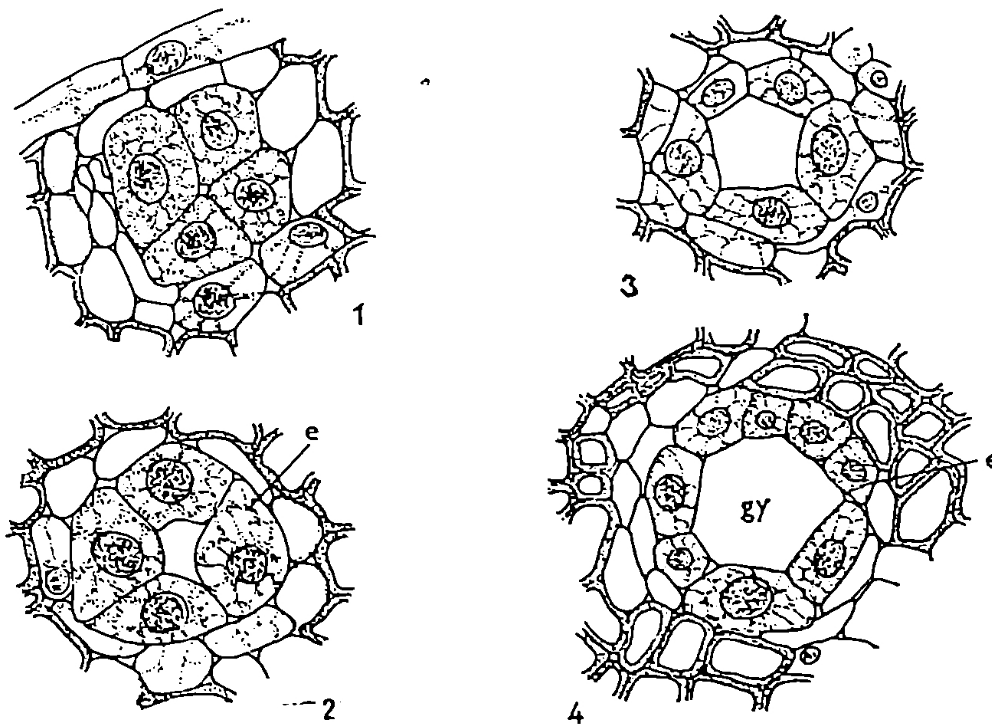
Az említett példákon kívül a parenchima még igen sokféle funkciót végezhet, ami végső fokon módosítja megjelenési formáját. Például a növényi magvakban vagy más, raktározó szervekben (a raktározó gyökérben, a raktározásra módosult földbeli hajtásokban stb.) olyan parenchima alakul ki, amelynek sejtjeiben sok keményítő, zsíros olaj, fehérjetest vagy vakuólumokban (oldott állapotban) cukor és egyéb anyag halmozódik fel (28. ábra). Ennek megfelelően a raktározó tevékenység különböző módokon folyhat le. További sajátos lehetőség az, amikor a raktározás a parenchima-sejt falában történik. Ilyenkor az egyébként vékony falú parenchima-sejt fala igen jelentősen megvastagodhat a belső üreg rovására. A sejtfalban ilyen esetben többnyire hemicellulóz halmozódik fel, ami viszonylag könnyen felhasználható (mobilizálható) poliszacharida. Sok növény magjának táplálószövetében megfigyelhető ez a raktározási forma. A csírázás megindulásakor a sejtfalhemicellulóz fokozatosan lebomlik egyszerűbb cukrokra, amelyek vízben jól oldódnak, s az osztódó és növekedő testrészekbe szállítódnak.



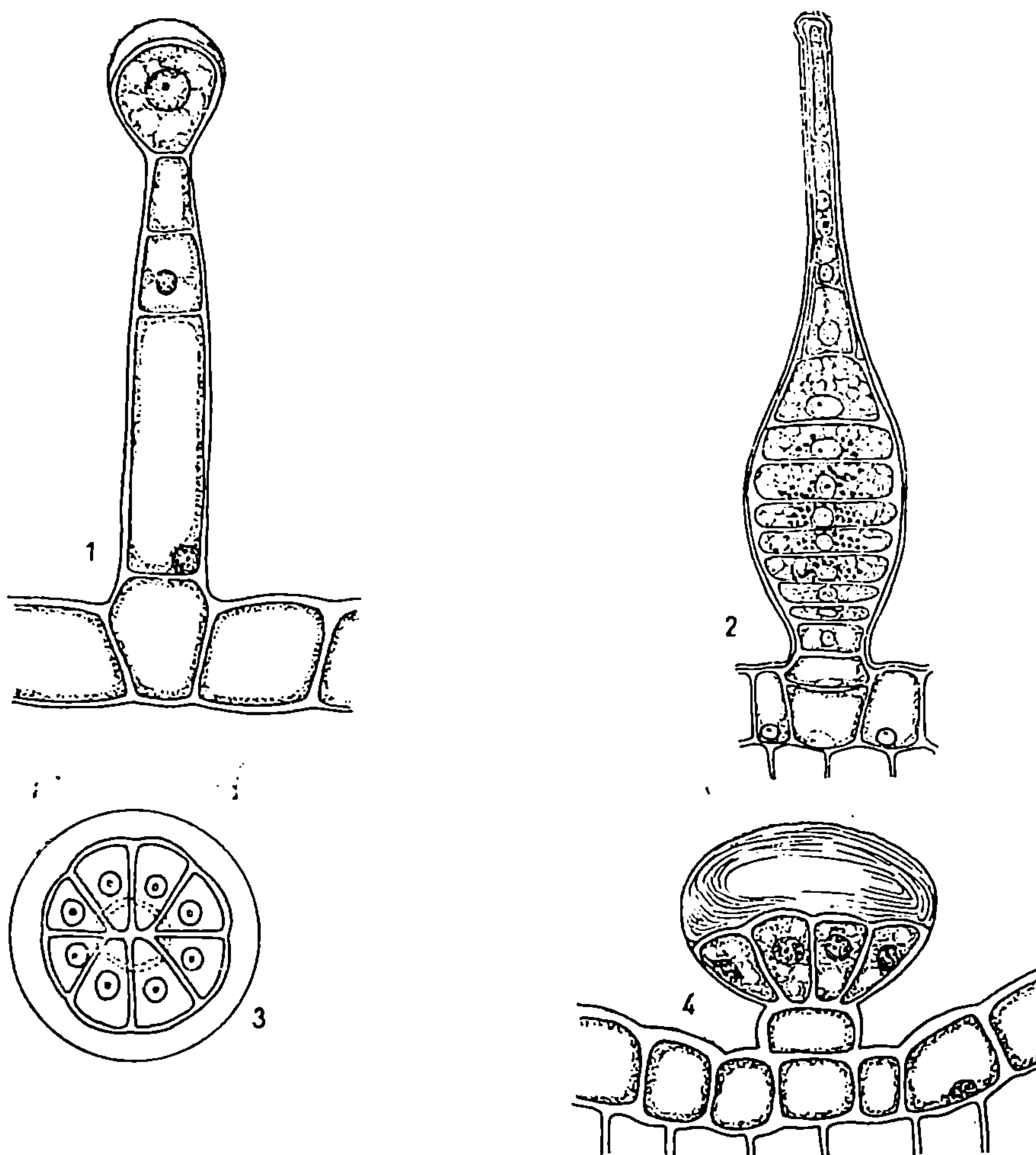
29. ábra. A szittyó szárának parenchima-szövete

De nemcsak raktározott anyagokat halmozhat fel a parenchima, hanem levegő is felgyűlhet a sejtjei között kialakuló terekben (*intercellulárisokban*). Számos vízinövénynek pl. a szárában és leveleiben megfigyelhető, hogy a sejtek között sokszor rendkívül nagy méretű sejtközök vagy sejtközötti járatok vannak, amelyekben levegő gyűlik össze, s ennek eredményeképpen a szerv a vízben könnyűvé válik, és lebegni képes. Az ilyen szövet az ún. *levegőtartó vagy átszellőztető parenchima (paerenchima)*. Példaként említhetjük a vízijácint (*Eichornia sp.*) felfújt levélnyelét, vagy a víziszittyó szárát. Az utóbbiban csillag alakú, szabályos elrendeződésű, laza átszellőztető parenchimában gyönyörködhetünk (29. ábra). Ha nem is mindig ilyen szabályos kialakulású, de igen általánosan elterjedt ez a szövet a lomblevelekben. Kevés az a növény, amelynek a lomblevele nélkülözi az átszellőztető ún. *szivacsos parenchimát*. Gyakran teljesen láncszerűen helyezkednek el a sejtjei, amelyek nagyobb, lekerekített üregeket vesznek körül. Más növényfajokban kicsiny intercellulárisok alakulnak ki a sejtek között, ismét másokban teljesen szabálytalan a kapcsolódás. A sokféle megjelenési forma azonban egyaránt jól látja el a levél gázcseréjét, és hozzájárul az asszimiláció eredményességéhez.

A legtöbb parenchima az élő sejtben plazmát tartalmaz, mint ahogy az eddigi példák is mutatták. Előfordul azonban az is, hogy a parenchima elhal, sejtjeiben felszívódik a plazma. Ilyenkor csak a sejtek váza, a sejtfal marad vissza. Példa erre a bodza ágbele, vagy a paratölgy parakérge. Az elhalt szövetek élesen elütnek a szomszédos plazmadús szövetektől. Merevekké is válnak, nem tudják követni az élő szövetek növekedését. Ezért az élő és a holt szövetek határvonalában a kétféle szövet elszakad egymástól. A szakadások fokozódásával az üregek jelentős méretűekké válhatnak. Ilyen szakadásos (*rexigén*) sejtközötti járattal találkozunk a legtöbb gabonaféle szárában. A járat az egyik szárcsomótól a következőig terjedhet, pl. a szalmaszálban. A *járatok* egyéb kialakulási formáit is megtalálhatjuk a parenchimában. Például számos vegetatív és reproduktív szervben, pl. sok termés falában váladéktartók jönnek létre oly módon, hogy néhány szomszédos parenchima-sejt



30. ábra. Gyantajárat kialakulása az erdei fenyő fatestében (1–4-ig); gy – gyantajárat; e – gyantakiválasztó epithél sejtek



31. ábra. Mirigyszőrök típusai: 1. *Pelargonium zonale* (sávos muskátli); 2. *Cistus monspeliensis* (szuhar); 3–4. *Rosmarinus officinalis* (rozmaring) mirigyszőre felülnézetben, ill. oldalnézetben

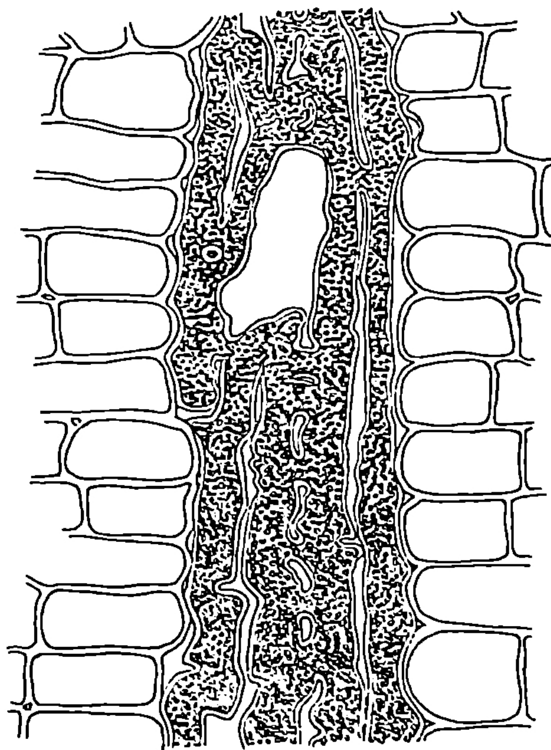
termeli a váladékot, és a sejtfalán kívül a szomszédos sejtek közötti térbe (intercellulárisba) bocsátja azt. Ennek következtében az eleinte szorosan egymás mellett lévő sejtek fokozatosan elválnak egymástól, és közöttük ún. szkizogén-járatok alakulnak ki. Ez a járattípus gyakran jellemző lehet egy-egy növénycsaládra, pl. az *Umbelliferae* (ernyősvirágzatúak) családjára, ahol a termésfalban, a bordákkal váltakozó barázdákban találhatók. Bennük halmozódik fel pl. a kömény illó olaja, vagy az ánizsolaj, a koriander aromatikus váladékanyaga stb. (31. ábra). A szétválásos folyamatokat gyakran folyamatos sejtfaloldódás követi, és a kialakuló járat ezáltal erősen megnövekedik, és váladékkal telik meg pl. a citrom vagy a narancs termésfalában. Itt az illó olaj hatalmas méretű, olykor szabad szemmel is látható *lizigén* járatokban halmozódik fel. Az oldódási folyamatok a terméséréssel egyidejűleg fokozatosan haladnak előre.

A váladékanyagok kiválasztása azonban nemcsak a parenchima-sejtek által határolt jára-

tokba történhet. Vannak olyan parenchimák, amelyek belső üregükbe, vakuólumukba választják ki és halmozzák fel a jellegzetes növényi nedveket. Ilyen parenchima eredetű elem a *tejcső*, vagy a több sejtből felszívódással keletkező *tejedény*. Ezek plazmája bőségesen termel pl. kaucsukot, zsírokat, keményítőt, fehérjét és más, jellegzetes anyagokat pl. alkaloidákat, amelyek együttese a *tejnedv* (lásd I. köt. 462. old.). A tejnedv egyes alkotói a plazmában keletkeznek, és onnan a sejtek vakuólumába jutnak át, ahol felhalmozódnak. A kifejlett tejnedvtartókban többnyire már csak a sejtfal mentén található a plazma, keskeny tömlő formájában. A szomszédos tejcső-tagok gyakran egyesülnek is, és ilyenkor (32. ábra) összefüggő tejedényrendszerek jöhetnek létre. Arra is van példa, hogy az egyébként egy sejtértékű tejcső egészen fiatal korban az osztódó szövetekben differenciálódik, majd a fejlődő szervvel együtt nő, nyúlik és gyarapszik, s végeredményben harántfalak nélkül egyetlen óriássejtté alakul. Ilyen különleges szerveződési formát találhatunk a börvényfélék *(Apocynaceae)* több fajában, mint pl. a nálunk is élő, sőt gyógyszer előállítására is felhasznált kis télizöld meténgben *(Vinca minor)*.

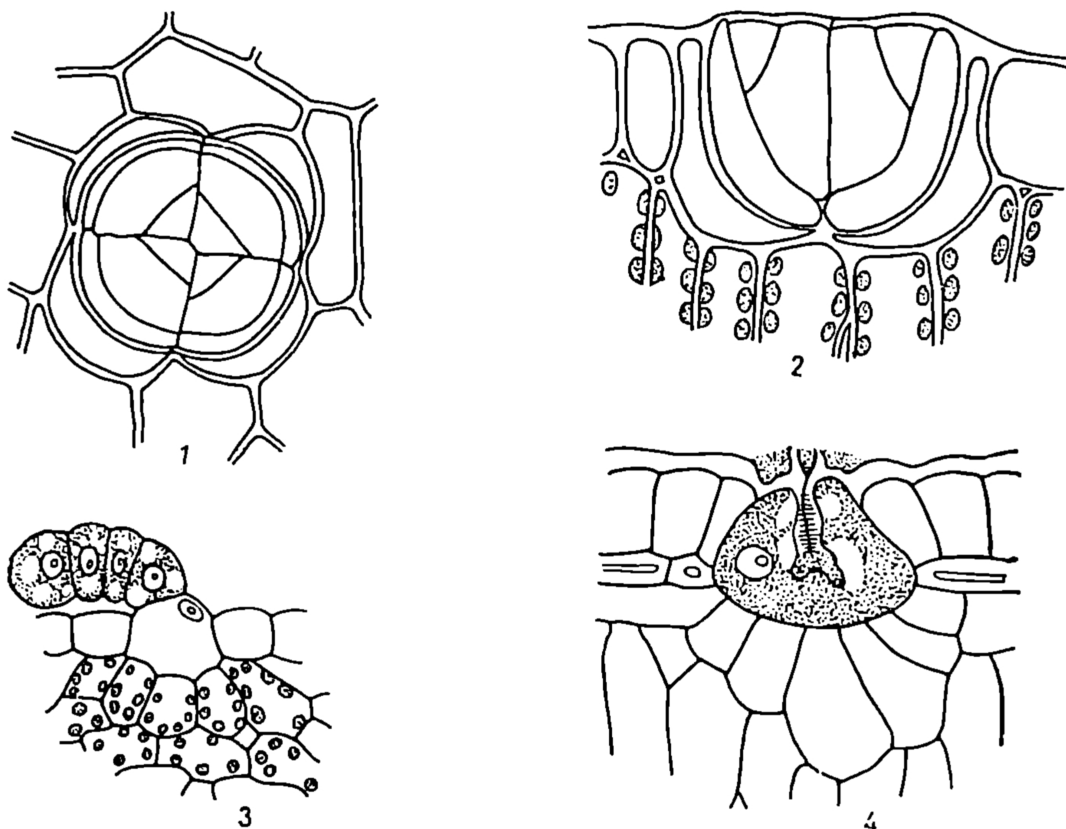
A váladékot termelő parenchimatikus szövet állhat csupán néhány sejtből is, amelyek azonban fejlődésükben összetartozó egységet alkotnak, és a bőrszövetből alakulnak ki. Ilyen sajátságos váladékkiválasztó parenchima-szövet a többsejtű *mirigyszőr*, amelynek egy-egy megjelenési formája szintén családokra lehet jellemző. Például az ajakosok *(Labiatae)* családját jellemzi az egysejtű talpból és soksejtű sugaras elrendezésű fejből álló mirigyszőr, amelynek a fejsejtjei termelik és préselik ki az illó olajat a sejtfalukon, az őket burkoló kutikula alá. A burgonyafélék *(Solanaceae)* családjában jellegzetes a többsejtű nyélből és 4–8 sejtű fejből álló mirigyszőr, amely gyantás illó olajokat termel. Továbbá számos fafaj rügypikkelyein is fejlődnek ragacsos váladékot termelő mirigyszőrök, amelyek mind parenchimatikus sejtekből épülnek fel.

A trópusi eső-erdők számos liánja, valamint a mocsárvilág egyes növényei a felszívott és feleslegessé vált vizet gyakran cseppek formájában ürítik ki. Ez a jelenség a *guttáció* (bővebben lásd I. kötet, 322. old.), amiről úgy győződhetünk meg, hogy ha a harmatnak látszó vízcseppeket letöröljük, azok csakhamar újra képződnek (33. ábra). Az ilyen vízkiválasztás különleges parenchimában történik. Előfordul pl. az, hogy a víz – más váladékhoz hasonlóan – a sejtfalon keresztül préselődik egy keskeny résbe, és innen jut a külvilágba. Ez a *réses hidatóda*. Más esetben vízkiválasztó soksejtű szőrök fejlődnek ki. De lehet, hogy a hidatóda olyan alakú, mint a gázcsere-nyílás (sztóma) a bőrszövetrendszerben, tehát két „zárósejtből" áll, amelyek vese alakúak, s közöttük nyílás van. Ezek a „zárósejtek" azonban mozdulatlanok maradnak, nem nyitják és nem zárják a rést, mint a sztómák zárósejtjei.

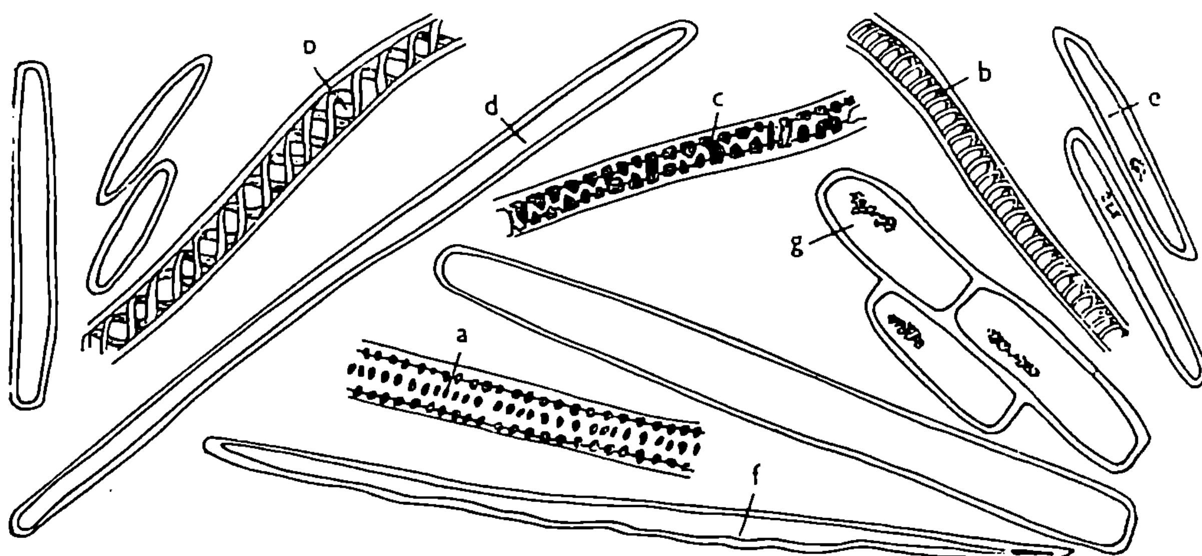


32. ábra. Manihot Glaziovii (maniókа) egyesülő tejcsövei, hosszmetszetben

Az egyszerű szövetek másik igen jellegzetes – és a parenchimánál egységesebb kialakulású — képviselője a *prozenchima*. Sejtjei erőteljesen megnyúltak és – a parenchimától eltérően — hegyes végűek. Ennek következtében egymásba ékelődnek, szoros egységet

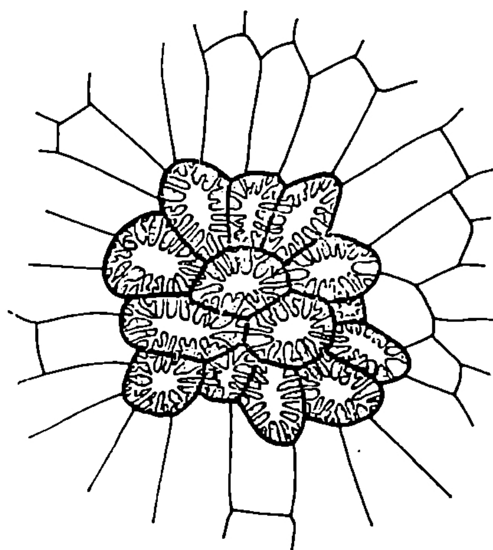


33. ábra. Vízkiválasztó szövetek: 1–2. csoportos hidatóda a *Plumbago lapatifolium*on, felül- és oldalnézetben; 3. *Phaseolus multiflorus* (veteménybab) vízkiválasztó szőre; 4. *Anamirta occulus* réses hidatódája



34. ábra. Prozenchimatikus és parenchimatikus foszlatott elemek a réti boglárka szárából: a, c – részletek a prozenchimatikus vízszállító csövekből; d, f – prozenchimatikus nyalábhüvely és farost; e, g – fa-parenchima és alapszöveti parenchima-sejtek

alkotnak, s közöttük sejtközötti terek nem képződnek. A prozenchima szilárdsága általában sokkal nagyobb, mint a parenchimatikus szöveté, még akkor is, ha a sejtfal vékony marad. A falvastagodás nem szükségszerű velejárója ennek a szövetnek sem. A szorosan egymásba ékelődő prozenchimatikus sejtek nagy felületen érintkeznek egymással, ami a szilárdító hatáson kívül a táplálék továbbítását is elősegítheti. Rendszerint a szilárdító és a tápanyag-szállító szövetek egyes elemei alakulnak ki ily módon. Kifejlődésük után többnyire elvesztik plazmájukat, s egyidejűleg, funkcióiknak megfelelően, a faluk különböző módon, többnyire egyenetlenül megvastagodik, s így pl. egyszerű, hasítékos vagy vermes-gödörkés, ill. spirális vagy gyűrűs falvastagodások keletkeznek. A legtöbb vízszállító elem, a tracheidák és olykor a tracheák egyes sejttagjai, valamint a vastagabb falú rostok ilyen prozenchimatikus felépítésűek. A plazmatartalmú pótló rostok és egyéb átmeneti elemek, amelyek a kétszikű lombos fák fatestében gyakoriak, többnyire szintén prozenchimatikusak (34. ábra).



35. ábra. Csatornás sejtfalvastagodású kősejt-csoport a körte terméshúsából

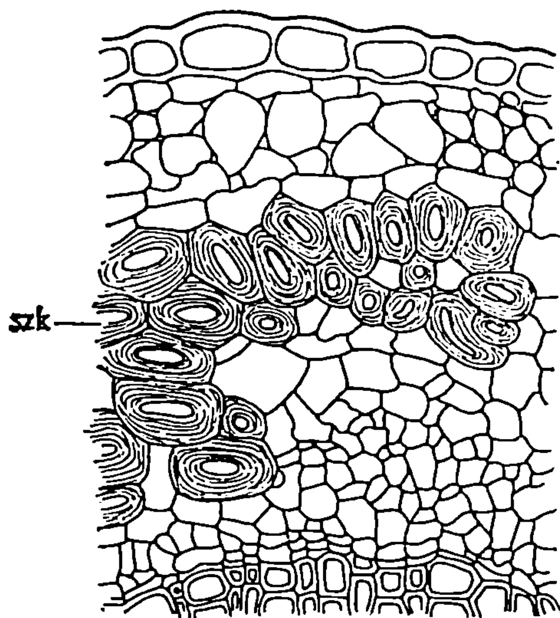
Más jellegű egyszerű szövetek azok, amelyek a különböző mechanikai igénybevétellel kapcsolatban alakulnak ki a növényi testben, elsősorban a szárazföldi életmódhoz alkalmazkodott hajtásos növények egyes szerveiben és a nyomással, hajlítással, húzással szembeni ellenállást, ill. szilárdítást segítik elő. Ezek összefoglalóan a *szilárdító vagy mechanikai szövetek*. Közös vonásuk, hogy sejtjeik fala erősen megvastagodott, ami kellő szilárdságot biztosít. Amíg azonban a vastag sejtfal kialakul, a plazma fokozatosan felhasználódik, és a sejtek elhalnak. Az ilyen típusú szövet igen jellegzetes megjelenésű, és ezért mikroszkópos vizsgálódáskor nagyon könnyen felismerhető. A vastag falú és elhalt sejtekből álló egyszerű szövet a *szklerenchima*, amely a sejtek alakja, mérete, a falvastagodás jellege szerint nagyon különböző lehet. Találunk pl. olyanokat, amelyek sejtjei parenchimatikus alakúak, vagyis nem erősen megnyúltak, a végeik nem hegyesednek el. Ezek az általában rövid és legömbölyödött sejtek *(szklereidák)* alkotják pl. a körte termésében kifejlődő kősejt-csoportokat. Jellegzetességük, hogy a vastag sejtfalban keskeny csatornák alakulnak. Ezeken a csatornákon át történik a tápanyagszállítás mindaddig, amíg a sejtek plazmát tartalmaznak (35. ábra).

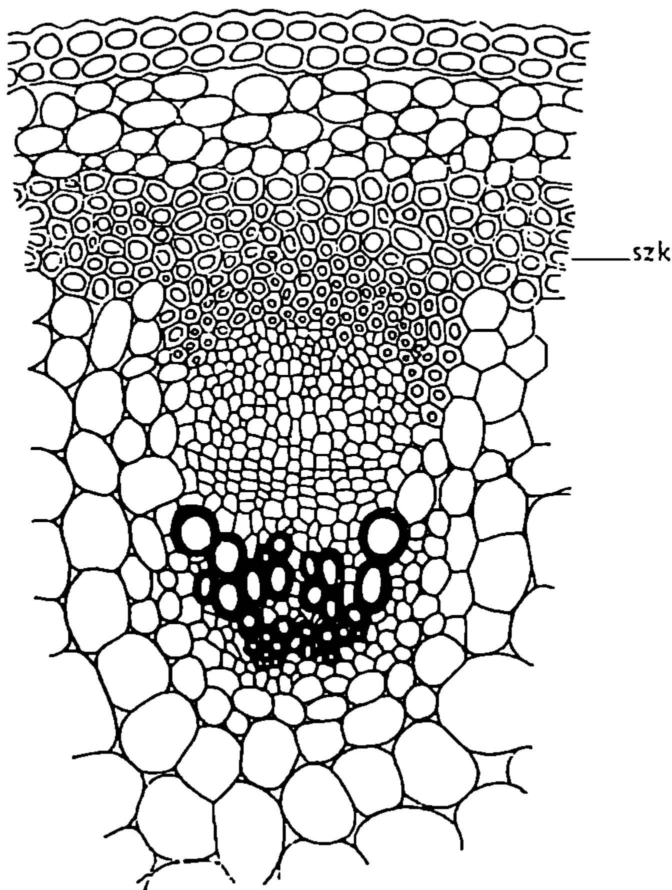
A nagyon erősen megnyúlt, hegyes végű, vastagfalú szklerenchima-sejtek a rostok. Magánosan is előfordulnak, de többnyire kötegben vagy összefüggő szövetgyűrűben (ill. hengerpalástban) jelennek meg. Ilyenek pl. a len szárában levő rostkötegek. A szár öregedése során gyarapodnak, ezért az öreg szárak mindig keményebbek, ellenállóbbak. Szklerenchimatikus rostok nemcsak a rostnövények szárában fordulnak elő, hanem a legtöbb másodlagosan vastagodó szárban és gyökérben, valamint egyes lomblevelekben, termésekben, magvakban is megvannak. Elhelyezkedhetnek a szállítószövet-rendszerben éppúgy, mint az alap-, – ill. ritkán a bőrszövetrendszerben. Érintkezhetnek vékonyfalú parenchimával vagy prozenchimatikus szállítóelemekkel egyaránt.

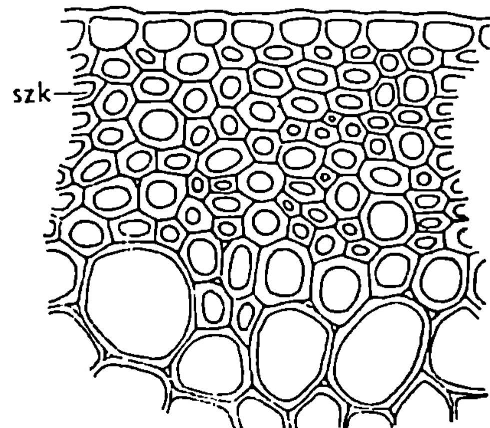
Különösen az egyszikű növények szárában figyelhető meg a szilárdításnak az a formája, amikor a rostszövet a szállítónyalábokat teljesen körülveszi. Ilyenkor minden egyes szállítónyaláb külön szilárdításban részesül. A kétszikű növények szárában gyakori a szklerenchima-rostok összefüggő hengerpalástban történő kialakulása. Ez nagyfokú vé-

dettséget és szilárdságot biztosít a belsőbb szöveteknek (36. ábra).

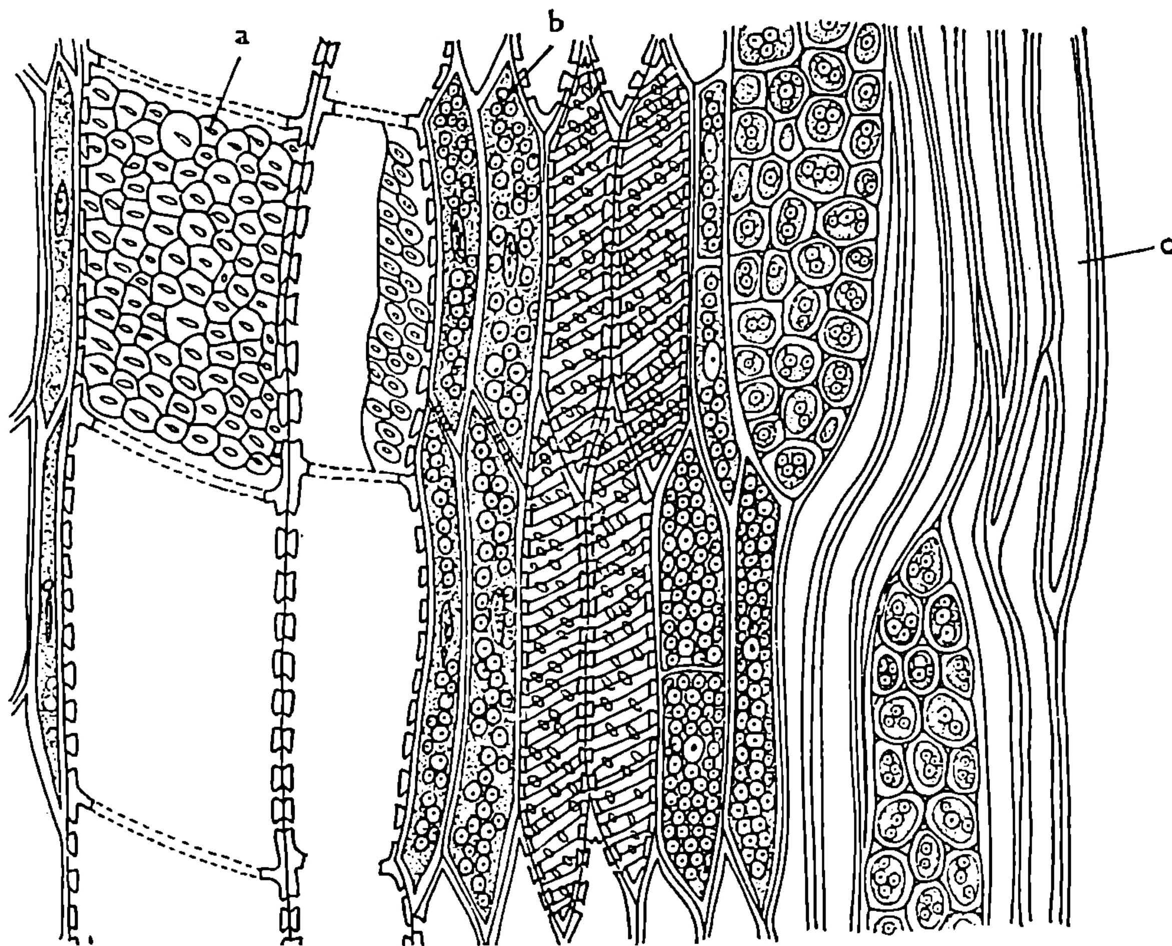
A szklerenchimatikus jellegű rostok a szállítószövet-rendszer fa- és háncsrészében egyaránt alkothatnak – szabályos rendszer szerint – kisebb-nagyobb csoportokat is, ami a fatestnek és a kéregnek jellegzetes rajzolatot kölcsönözhet. Sajátságok alapján is értékelik a fafajokat bútoripari szempontból. Például a diófa-lemez márványozottnak tűnő, finom zegzugos rajzolata a rostcsoportok sajátságos elhelyezkedéséből adódik. – Jellegzetes elrendeződésű a *Cytisus laburnum* fatestében kialakuló rostréteg is, amely a korai és késői fapásztákat választja el egymástól. Keresztmetszetben jól megfigyelhető a szklerenchima-rostok jellegzetes sajátsága, mégpedig az, hogy sejtjeik átmérője különböző nagyságú. Ez abból adódik, hogy egymásba ékelődő, hegyes végük különböző magasságokba nyúlik fel, aminek folytán a készített keresztmetszet a szomszédos rostsejteket különböző, egymástól eltérő szintekben mutatja (37/b. ábra). A 37/a. ábrán pedig ugyanabból a fatestből készült hosszmetszet látható. A trachea-tagok kivételével az ábrázolt elemek mind prozenchimatikus alakúak. Közülük csak a jobb szé-







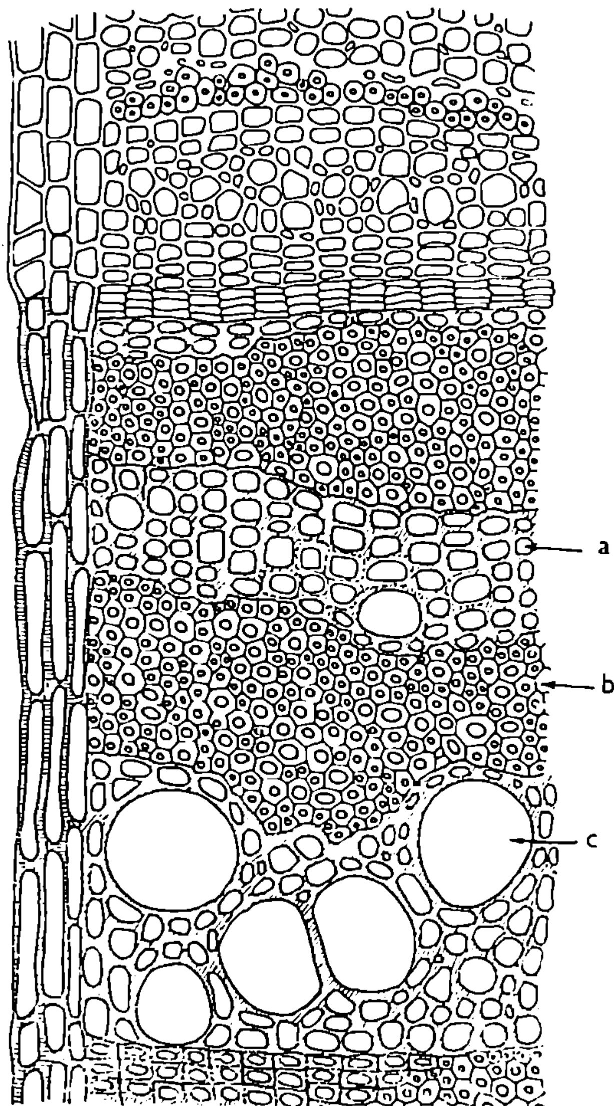
36. ábra. Szklerenchimatikus szövetek (szk) elhelyezkedése csoportosan, fent lent összefüggő gyűrűben



37/a ábra. *Cytisus laburnum* (kertizanót) fatestéből készült hosszmetszet (a – vízszállító cső egy részlete; b – vízszállító sejt: tracheida; c – prozenchimatikus farost)

len elhelyezkedő sima, vastag falú, egyenletes falvastagodású elemek sorolhatók a szklerenchimatikus rostok közé. A kép közepén levő vermes, és spirális sejtfalvastagodású elemek viszont nem szklerenchimatikusak, hanem prozenchimatikusak, főfunkciójuk a szállítás, ami az eltérő sejtfalvastagodásban jól kifejezésre jut.

Az osztódó szövetekből (merisztémákból) kialakulhatnak olyan jellegzetes szerveződésű egyszerű szövetek is, amelyek az eddigiek közé nem sorolhatók, ezek a *kollenchimatikus szövetek.* Sejtjeik alakja szerint lehetnek prozenchimatikusak és parenchimatikusak egyaránt. Amennyiben prozenchimatikusak, tehát hosszant megnyúltak, és hegyes végűek, szorosan egymásba ékelődők, akkor főképpen szilárdító tevékenységet látnak el, s így hasonlók a rostokhoz. A különbséget, vagyis a kollenchimatikus jelleget az adja, hogy egyrészt a szövetet alkotó sejtek fala csupán helyenként vastagodik, mégpedig szabályosan ismétlődő helyeken, másrészt plazmatartalmúak, sőt kloroplasztiszaik, révén asszimilációs működést is végeznek, tehát kettős vagy többes funkciót láthatnak el. Ugyanez vonatkozik a parenchimatikus alakú sejtekből létrejövő kollenchima-szövetekre is. A sejtek alakja tehát a tér minden irányában – megközelítőleg azonos – kiterjedésű. Sejtvégződéseik legömbölyödők, de ha megnyúltak, akkor sem hegyesedők, nem ékelődnek egymásba, mint a prozenchima. Közöttük sejtközök (intercellulárisok) is kialakulhatnak. Az ilyen szövet tehát parenchimatikus alakú, de jellegzetes sejtfalvastagodása révén ún. kollenchimatikus szövet.



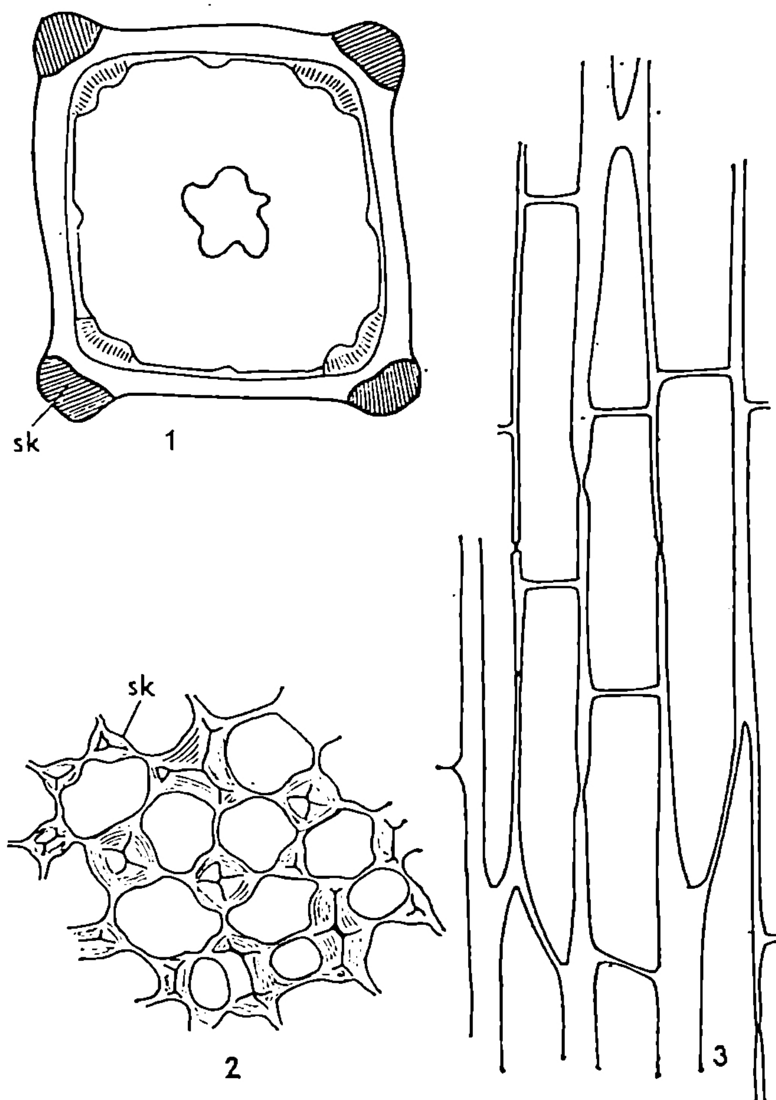
37/b. ábra. A *Cytisus laburnum* (kerti zanót) fatestéből készült keresztmetszet (a vízszállító sejt; b – prozenchimatikus farost; c – vízszállító cső)

Milyen tehát a kollenchimatikus sejtfalvastagodás? Kétféle lehet. Az esetek nagy többségében a sejtek szögletei vastagodnak meg, s ilyenkor *sarkos kollenchima* jön létre. A szomszédos sejtek szögleteinek vastagodásai egymást kiegészítik, és többé-kevésbé szabályos háromszög vagy kör alakú szilárdító területek alakulnak ki, amelyek az egymás alatt fekvő sejtek szögleteiben szabályosan egymás alá kerülnek, és hosszant futó, lécszerű rétegeket alkotnak. Közöttük a szomszédos sejtek tapadási felülete (ragasztó rétege) feloldódhat kisebb-nagyobb üreggé, vagy járattá, ami különféle váladékokat, pl. gyantát, illó olajat stb. halmozhat fel.

A sarkos kollenchima sejtjei plazmatartalmúak, élők. Miután általában a felülethez közel helyezkednek el, s a vastagodásaik tulajdonképpen a felületi feszítő- és nyomóerők hatására alakulnak ki, így egyéb olyan sajátságokat is megőriznek, amelyek a felületközeli szövetekre jellemzők. Minthogy a szárakba, levelekbe behatoló napfény a bőrszövet (epidermisz) alatti rétegeket is éri, ezért az ilyen felületközeli szövetek megtartják kloroplasztiszaikat és asszimilációra képesek, ún. klorenchimatikus kollenchima-szövetek ezek. Megfigyelhetjük őket pl. a kukorica szárában. Más alkalommal a sarkos kollenchima nem tartalmaz számottevő mennyiségű kloroplasztiszt, és a szilárdításon kívül inkább raktározó tevékenységet fejt ki. Ilyenkor a környező szövetek asszimilálnak. A sarkos kollenchima az asszimiláló, vékony falú klorenchimatikus parenchima-szövettel váltakozva helyezkedik el számos ajakos virágszerkezetű (*Labiatae* családba tartozó) növény szárában (38. ábra).

Prozenchimatikus kialakulású kollenchima figyelhető meg a tök szárában, szintén az epidermisz alatt. Ennek a szövetnek a szilárdító jellege kifejezett, de éppen plazmatartalmánál fogva későn állandósul. Ezért vékony falfelületei még hosszú ideig nyúlni képesek és rugalmasságuknál fogva követik a szár növekedését.

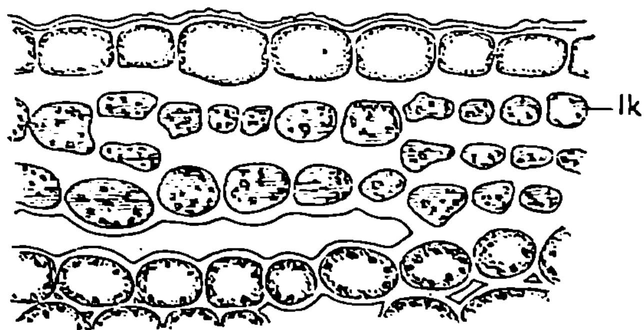
A kollenchima másik típusa a *lemezes vastagodású kollenchima* (39. ábra). E sejtek a szemben levő párhuzamos oldalain figyelhető meg a sejtfalvastagodások kialakulása. Általában tangenciális falaik – vagyis a felülettel párhuzamosak – vastagodnak meg. A felületre merőleges ún. radiális falak vékonyak maradnak. Ez a szövetkialakulási forma szintén alkalmas bizonyos rugalmas tágulásra, de a sarkos kollenchimánál kisebb mértékben, mivel a sejteknek csak két falfelülete vékony. A kollenchimatikusan vastagodott sejtfal anyaga többnyire pektin és cellulóz, amelyek vízben erősen megduzzadnak; időn-



38. ábra. Sarkos vastagodású kollenchima-szövet (1) elhelyezkedése az ajakos virágszerkezetű növények szárában, 2. nagyított részlet keresztmetszetben, 3. ugyanaz hosszmetszetben a *Salvia scalarea* (zsálya) szárából (sk – sarkos kollenchima)

ként gyakran fásodik a fal (lignifikáció).

A magasabbrendű hajtásos növényi szervezetekben, a működés további differenciálódásával az egyszerű szövetek – mint már említettük – általában nem elszigetelten, hanem fejlődéstani egységként, olyan szövetcsoportokat alkotnak, amelyek végső soron a sok részletfunkció mellett egy-egy alapvető életfolyamatot látnak el. Ezek a szövetcsoportok a magasabbrendű növények testét felépítő szövetrendszerek: a *bőr-*



39. ábra. Lemezes kollenchima (lk) az *Astrantia major* (völgycsillag) szárából

szövet-rendszer, a *szállítószövet-rendszer* és az *alapszövet-rendszer*. Végeredményben mindegyik számos egyszerű szövetből épül fel, amelyek egyenként egy-egy részfunkciót végeznek, és emellett a főfunkció ellátására is megfelelően kialakultak. A növényvilág testi felépítésében részt vevő szövetrendszerekről bővebben az egyes szervek ismertetése során, a következő fejezetekben szólunk.

A NÖVÉNYEK TESTSZERVEZŐDÉSÉNEK LEGJELLEMZŐBB VONÁSAI

A növényi test szerveződése az egysejtű növények kialakulásával indult meg. Az önálló, minden működést elvégző *(totipotens)* egysejtűek közül egyesek kolóniákba csoportosultak, majd kialakult a többsejtű növényi szervezet, amelynek fokozatai a sejtfonalas, majd sejtlemezes, sejttestes, szövetes és szövetrendszeres növényi test. E szerveződés mintegy másfél milliárd év alatt zajlott le, s az egyes fejlődési fokozatokat a baktériumok, moszatok, gombák, mohák, harasztok és magvas növények alkotják.

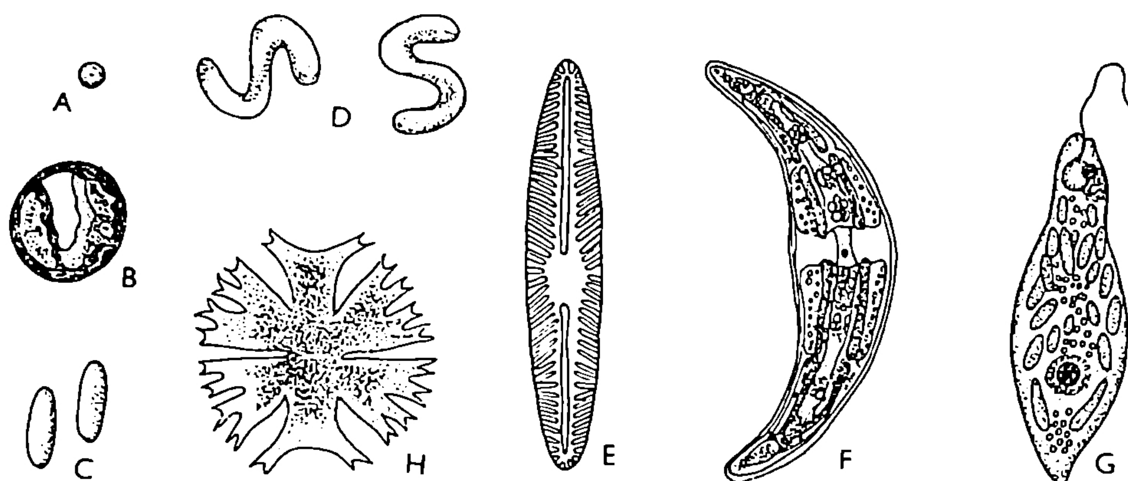
A növényi testet működése alapján két nagy egységre osztjuk. A tápanyag-felvételt, szállítást, mozgást, raktározást és kiválasztást végző testrészeket *önfenntartó, vegetatív szerveknek,* testrészeknek nevezzük. Ilyen a magasabbrendű növények gyökere, szára, levele. A szaporodást (ivartalan és ivaros) ellátó testtájakat fajfenntartó, *szaporító* vagy *reproduktív* szerveknek hívjuk (pl. virág, termés, mag). A felsorolt vegetatív és reproduktív funkcióval kapcsolatos testalakulási viszonyok a növényvilág törzsfejlődése kezdetén jóval egyszerűbbek voltak. A következőkben a vegetatív és reproduktív test, illetve testrészek fejlődéstörténeti szintjeit kísérjük figyelemmel, s az egyes fejlődési állapotokat egy-egy példával illusztráljuk.

A NÖVÉNYEK VEGETATÍV TESTÉNEK DIFFERENCIÁLÓDÁSI FOKOZATAI

AZ EGYSEJTŰ NÖVÉNYI SZERVEZETEK

A legegyszerűbb növényi szervezetek az egysejtű növények. Ide tartoznak a baktériumok, a moszatok és a gombák egy része. Ezek mindenütt megtalálhatók: levegőben, talajban, vízben egyaránt. Testük egész életük folyamán egyetlen sejtből áll, s az végez minden életműködést: szaporodik, táplálkozik, növekszik, és olykor önálló mozgással változtatja helyét.

Az egysejtűek *méret, alkat és belső szerkezet* tekintetében nagyon változatosak. A legkisebb egysejtű növények 0,15 mikron körül vannak, mint pl. a *Micrococcus* nevű baktérium. Mintegy ezerszer nagyobb ennél a 160 mikron körüli *Ceratium tripos* páncélos ostorosmoszat, amelynek mérete tehát még mindig kb. a milliméter egyötöd része.



40. ábra. Egysejtű növények testformái: A, B – gömb alak (*Coccus* baktérium, *Chlorella* zöldmoszat); C – pálcika (*Bacillus*); D – csavart (*Spirillum* baktérium); E – piskóta alak (*Navicula* kovamoszat); F – félhold alak (*Closterium*). G – orsó (*Euglena* ostorosmoszat); H – csillag alak (*Mikrasterias*)

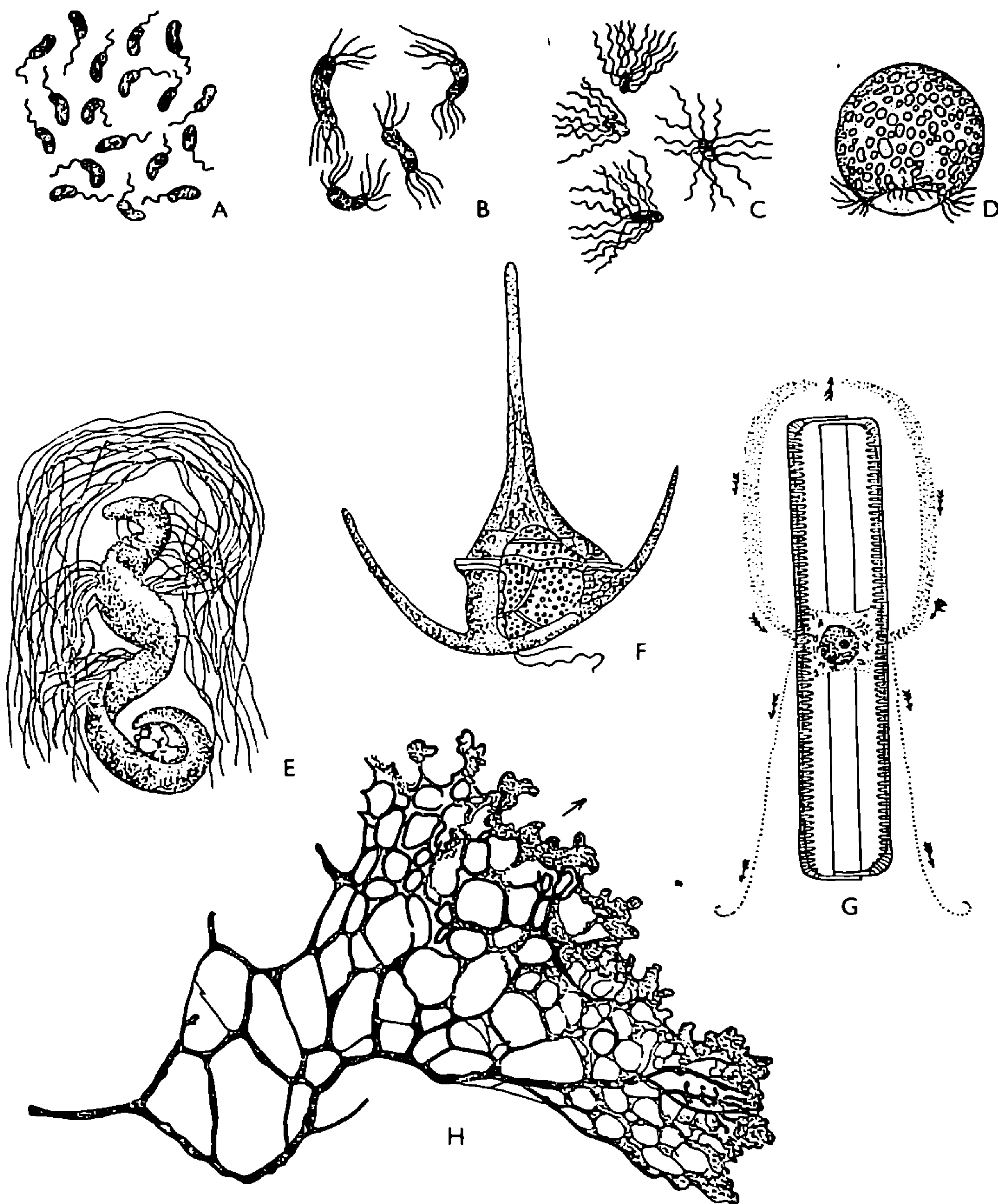
Az egysejtűek legősibb *szerveződési formája* a gömb alak. Ilyen pl. a baktériumok egy része, a *Chlorella* nevű zöldalga, vagy az élesztőgombák teste. Fejlettebb formának tekinthető a két irányban megnyúlt orsó, piskóta, háromszög (kovamoszatok), pálcika (bacillusok), félhold (*Closterium*), csillag alak (párzó zöldmoszatok, *Micrasterias*), és a csavart testforma (*Vibriók*). A differenciáltság magasabb fokát az jelzi, hogy a megnyúlt sejtű test két vége – *pólusa* – között különbség mutatkozik, pl. az *Euglena* egyik pólusán *ostor*, valamint *szemfolt* található (40. ábra).

Az egysejtűek *védőburka* általában *sejtfal*, egyeseké *sejthártya*. Amelyeken ezek hiányoznak, azoknak a testalakja változó; a plazma állábszerűen hol itt, hol ott kitüremkedik, s így folyják körül táplálékukat (*Chrysamoeba*). Kevésbé változik már a rugalmas sejthártyás egysejtűek alakja (pl. az *Euglenáé*). A sejtfal nagyobb szilárdságot és védelmet biztosít a fizikai és kémiai behatásokkal szemben. Ez általában egy darabból áll (baktériumok, kék-, zöldmoszatok és gombák). Két dobozszerű félből áll a kovamoszatok váza: egy felső dobozfélből (*epitheka*) és egy alsó dobozfélből (*hipotheka*), amelyek egymásba dobozszerűen illeszkednek. A páncélos ostorosmoszatok testét több darabból álló sima, egyes fajokét centrifugálisan hálózatos vastagodású *cellulóz fal* védi. Egyes páncéldaraboknak rövidebb-hosszabb nyúlványai vannak, amelyek a felület nagyobbítását és ezzel a vízben való lebegést segíti elő.

Némely egysejtű sejtfalát a benne kialakuló számtalan gödörke díszes rajzolatúvá teszi (kovamoszatok). Ezt a sajátságot a mikroszkópok feloldóképességének a mérésekor fel is használják.

A *sejtfal anyaga* lehet cellulóz (zöldmoszatok), részben kovaanyag (kovamoszatok), és kitin (baktériumok, gombák).

Az egysejtűek általában *változtatják a helyüket* (41. ábra). E mozgás történhet passzív módon, a közeg (víz, levegő, élő szervezetek) révén, amelyben élnek, s a kis szervezetek a közeggel együtt áramlanak, sodródnak. Nagyobb részben aktívan mozognak (csak az egysejtűek, pl. a *Chrysamobea*), illetve sejtszervecskékkel: csillangókkal, ostorokkal. Az *ostor* hosszabb szerv, amely propellerszerű mozgást végez, így húzva maga után a testet pl. *Euglena*). Két ostort – egy hosszabbat és egy rövidebbet – találunk a páncélos osto-



41. ábra. Egysejtű növények és szaporító sejtek (D, E) mozgásszervei: A – a test egyik pólusán egy csillangó; B – a test két pólusán több csillangó; C – a test egész felülete csillangózott; D – csillangó-koszorú; E – a test egyik pólusán több ostor; F – a test egyik részén felemás ostorok; G – kovamoszatok csúszó mozgása; H — a nyálkagombák amőboid (állábszerű) előrehaladása

rosmoszatokon. A *csillangók* az ostornál rövidebbek és nagyobb számban alakulnak ki. Egyes baktériumokon kevés csillangó van. Egy-egy csillangó előre-hátra csapkodó mozgást végez, s összességük szimmetrikusan hullámzó mozgással hajtja előre a testet. E mozgás a szélben hullámzó búzatábla mozgásához hasonlítható. A csillangók elhelyezkedhetnek a test egyik végén (*Oedogonium* rajzóspórái), mindkét póluson pamatszerűen (*Spirillum*), vagy pedig a test egész felületén (*Vaucheria* zöldmoszat rajzóspórája).

Jellegzetes a kovamoszatok csúszó mozgása. A dobozszerű testen általában három nagyobb nyílás van: középen és a két testvégen. Az egyik póluson kiáramlik a plazma, majd a test hossztengelyében húzódó vályatban áramolva a középső nyíláson visszatér a testbe. A középső nyíláson azonban újabb plazmaág indul ki és halad a hátsó nyílás irányába, majd ott ez is belép a testbe. A két plazmaáramlás révén a test hernyótalpas járműhöz hasonlóan halad előre.

Vannak *mozdulatlan, helyhez kötött* életmódot folytató egysejtűek is. Ezek egy része nyálkaanyaggal rögzíti magát magasabbrendű növényekre, kövekre stb. Más részük kis nyúlványokkal kapcsolódik az aljzathoz (*Characium Seiboldii* zöldmoszat).

Az egysejtűek külső testfelépítésében tapasztalható nagyfokú változatosság megnyilvánul a belső felépítésben is. Legegyszerűbb a baktériumok és a kékmoszatok *plazmaszerkezete*. A baktériumokban a protoplazma eléggé homogén: a sejtmagra jellemző nukleoproteidek diffuz – eloszlott – állapotban, központosan (nukleoid) már fellelhetők, azonban a protoplazmában nagyobbrészt fehérjetestek, zsírcseppek és glikogén szemcsék vannak. A kékmoszatok testében ezenkívül már megjelenik a *színanyag* – diffúzusan a membrános szerkezetű kerületi protoplazmában. Az egysejtűek nagy részében magasabb belső szerveződési fokként kialakul a *sejtmag*, valamint a *színtest* (kloroplaszt), e két fontos sejtalkotórész.

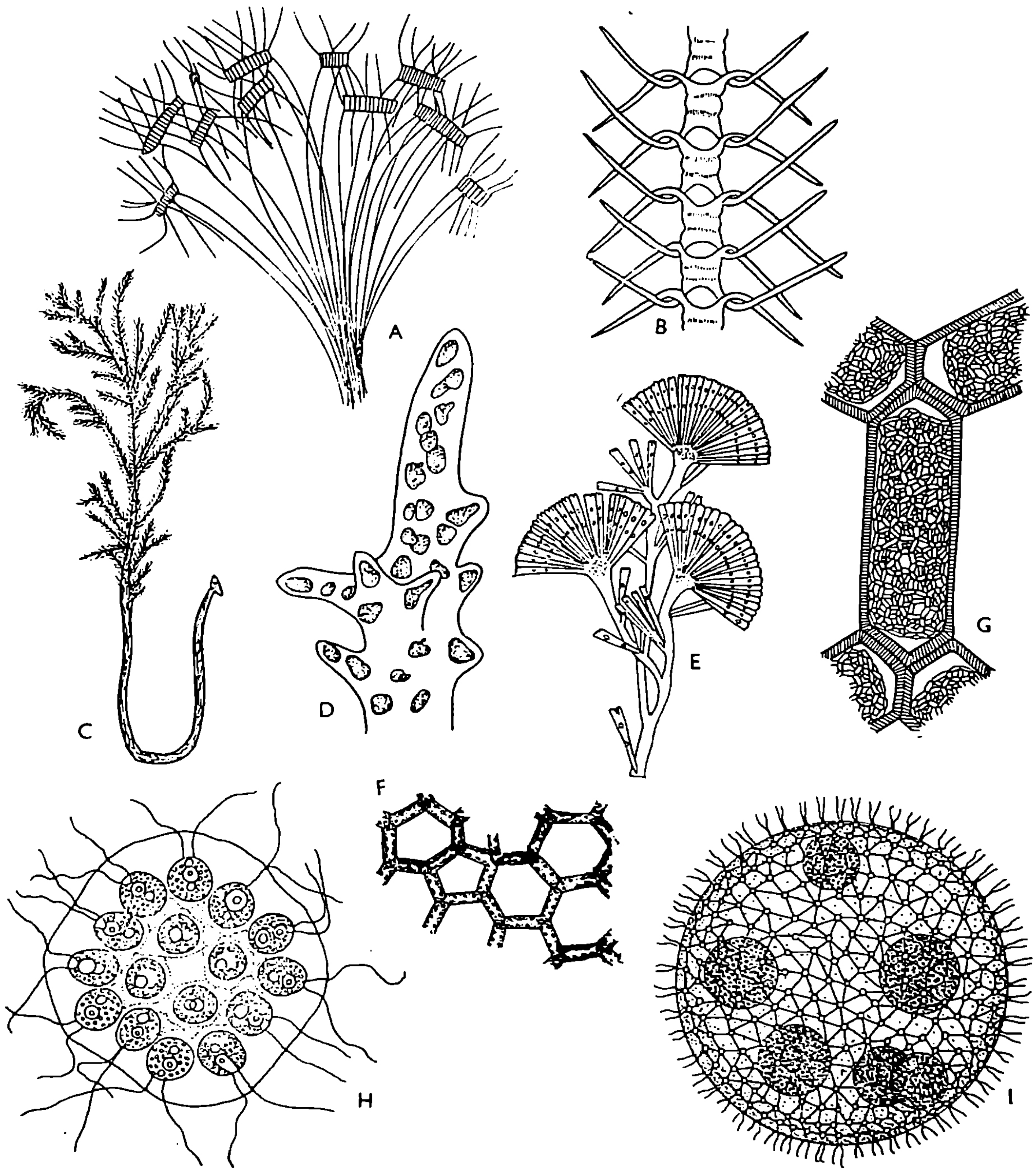
A *sejtmag* igen különböző – gömb, lencse, orsó, pálcika, kifli és csillag – alakú lehet. A sejtmagnak a sejt működésében határozott irányító szerepe van (osztódás, szaporodás stb.). A színtestek csillag, spirális, lemezes, lencse alakúak. Az anyaguk nem mindig zöld, pl. a kovamoszatoké barnás színű. A színtestek kialakulása a táplálkozási mód megváltoztatását vonta maga után.

Az egysejtű növények *táplálkozásmódja* nagyon különböző. A szerveződés kezdetén a *heterotróf táplálkozás* a jellemző: szerves anyagokat vesznek fel. Fokozatosan előtérbe jut az önálló táplálkozási mód (*autotrófia*), amely a kloroplasztok megjelenésével függ össze (szén-asszimiláció). Vannak olyan autotróf szervezetek, amelyek más vegyületek lebontásából származó energiát hasznosítanak (kemoszintézis: vas- és kénbaktériumok).

A növényi test az idők folyamán nem maradt meg az egysejtűség fokán. A fejlődés több irányban ágazott el. Egyes fejlődési vonalak alig jutottak túl az egysejtűek szintjén; mások bizonyos fejlődés után zsákutcaszerűen megálltak köztes fejlődési fokon; ismét mások azonban intenzív fejlődésen, differenciálódáson mentek át. Az utóbbiak a kiindulási alaphoz képest hatalmas méretet, tagoltságot és bonyolult szervezettséget értek el. Most tekintsük át azokat a fejlődési irányokat, amelyeken a növényi test szerveződése végighaladt.

AZ EGYSEJTŰEK TÁRSULÁSAI

A szerveződés egyik iránya az a testforma, amidőn az egysejtű szervezetek osztódásakor az utódsejtek együtt maradnak, de mindegyik önálló életműködést fejt ki: *sejttársulások, kolóniák jönnek létre.* A társulás módja sokféle és így a kolónia szerkezete is változatos. A legegyszerűbb sejttársulási formában a sejtek között mechanikai kapcsolat létesül: a téglalap alakú sejtek négy sarkán egy-egy szarvszerű nyúlvány képződik; ezek a szom-



42. ábra. Növényi sejttársulások: A – az egysejtű egyedek szarvszerű nyúlványokkal kapcsolódnak egymáshoz (*Chaetoceras* kovamoszat); B – részlet nagyobb nagyításban; C – nyálkaburok veszi körül és tartja össze a sejteket (*Hydrurus foetidus*); D – részlet nagyobb nagyításban; E – sejtegyedek legyezőszerű elrendeződésben (*Licmophora* kovamoszat); F – hálószerűen kapcsolódnak a sejttársulás egyedei (*Hydrodiction reticulatum*); G – részlet nagyobb nagyításban; H – a közös nyálkaburokban az egyedek két-két ostora végzi a helyváltoztatást (*Gonium* moszat); I – átmenet a sejttársulás és a többsejtes szervezet között (*Volvox globator* zöldmoszat)

szédos sejtek hasonló nyúlványaiba kapcsolódnak, s láncszerű képződmény, sejttársulás jön létre. Ilyen kapcsolódást láthatunk a *Chaetoceras* kovamoszat sejtjei között (42. A és B ábra).

A másik sejttársulási formában az együttmaradó sejteket az általuk kiválasztott nyálkaburok veszi körül, vagy nyálka ragasztja egyiket a másikhoz. Az előbbi látható a *Hydrurus foetidus* nevű ostorosmoszat esetében (42. ábra, C és D). Nyálkaburokba ágyazott, háromszög alakú egyedek hosszú, fonalszerű elágazódó képződményt hoznak így létre. A hosszúkás, téglalap alakú *Licmophora* kovamoszat (42. ábra, E) egysejtű egyedei nyálkacsapokkal fűződnek össze legyezőszerűen, és ezek a csoportok elágazó, kocsonyás tengelyen helyezkednek el.

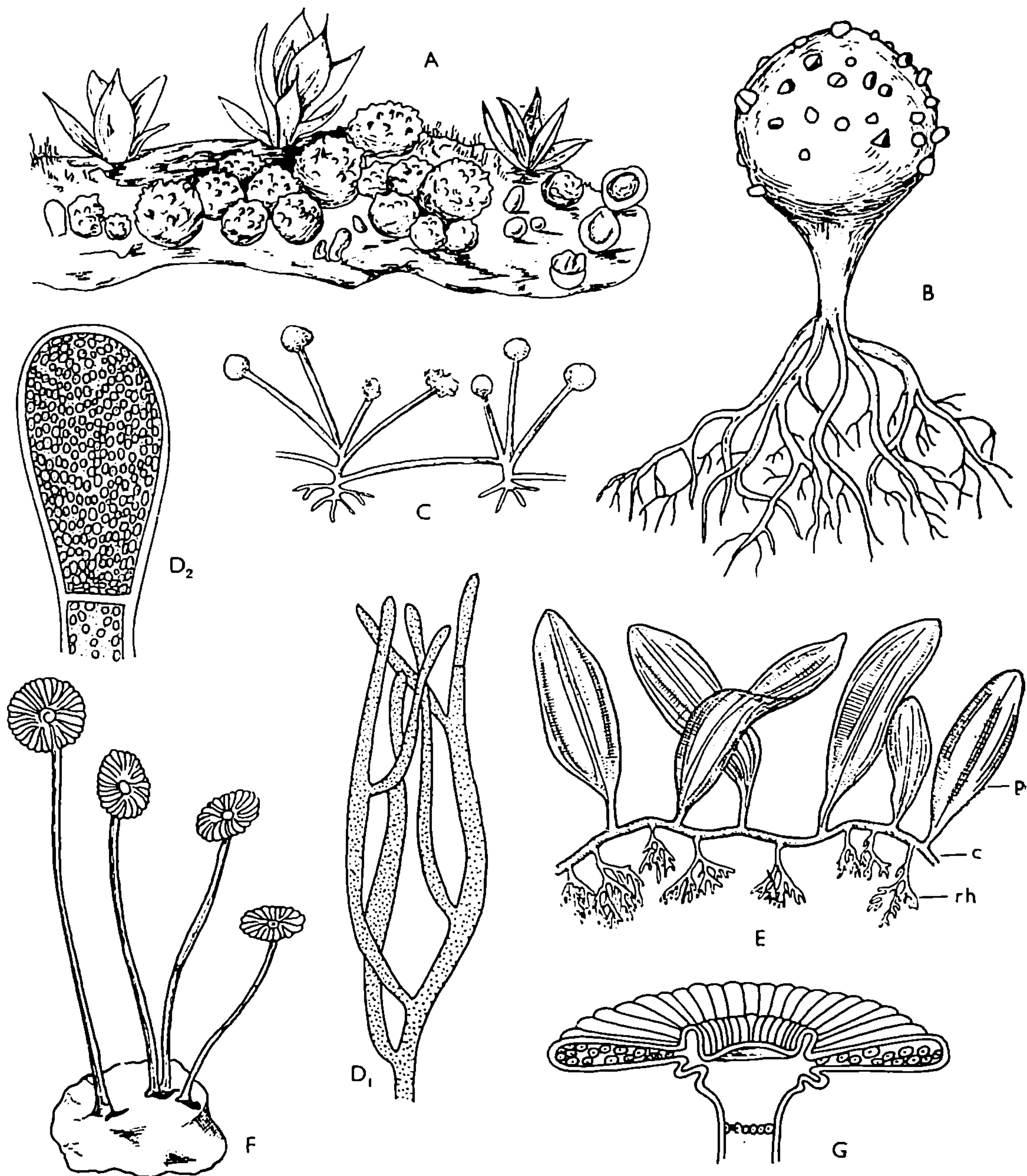
A sejttársulás szervezettebb formáját figyelhetjük meg a *Gonium* moszaton (42. ábra, H); mintegy 16 sejt társul táblaszerűen, úgy hogy a sejtek két-két ostora a sejttársulás felületére kerül, és az ostorok összerendezett csapkodása mozgatja előre a társulást. Szabályos hatszögű rácsokat, hálószemeket alkotnak a *Hydrodiction reticulatum* zöldmoszat sejtjei (42. ábra, F és G). A fiatal *cönobium*ok már az anyasejt belsejében rendeződnek, s annak pusztulása után a környezetbe kerülve megnagyobbodnak, sejtjeik azonban mindvégig egyenlő értékűek maradnak. Feltételezhető, de nehéz eldönteni, hogy a nyálkaanyaggal kapcsolódó, fejlettebb típusú sejttársulás egyedei között van-e élettani kapcsolat, pl. anyagcsere. Ugyanis plazmatikus összefüggés nem mutatható ki a sejtek között, így az egyes anyagok kölcsönös kicserélődése csak ozmotikus úton (nyálkán keresztül) mehet végbe.

A *Volvox* zöldmoszat (42. ábra, I) sejttársulása mintegy átmenetet alkot a többsejtű telepes növények felé. Itt ugyanis a gömbfelület mentén elhelyezkedő több száz sejt között már plazmatikus kapcsolat alakul ki: plazmaszálak futnak egyik sejtből a másikba. A gömb belsejét nyálkaanyag tölti ki. A sejtek nagy része a gömb alakú cönobiumban a csúcsi részével és két-két ostorral fordul a külvilág felé. Az ostorok egyszerre mozogva hajtják előre a gömbölyű testet. A sejtek emellett zöld színtesteikkel asszimilációs munkát is végeznek. A fejlődés bizonyos szakaszában egyes sejtekben mozdulatlan petesejt, más egyedben pedig ostorokkal mozgó hímivarsejtek jönnek létre. Tehát itt már határozott munkamegosztás és a sejtek differenciálódása figyelhető meg. Ez mégis inkább sejttársulásnak tekinthető, mivel a többsejtű növényi test szerveződése ettől eltérő módon történik, s így a *Volvox*-típusú szerveződési formát mint fejlődési oldalágat lehet felfogni.

CÖNOBLASZTIKUS SZERVEZETEK

A szerveződés másik vonalán az egysejtű test külső és belső szerkezetében erőteljes differenciálódás következik be, s így a magasabbrendű növények szerveihez hasonló nyúlványok, testrészek alakulnak ki. Mint tudjuk, az egysejtű szervezetben a táplálékfelvétel nagyobb felületű testet alakít ki, és viszont: a nagyobb test több táplálék felvételét igényli. E térfogat-növekedés nem tarthat a végtelenségig, mivel egy sejtmag nem koordinálhatja a megnagyobbodó egysejtű szervezet működését. Létrejött a még egysejtű (egyetlen sejtfalú), de több sejtmagvú szervezet (*polienergidás egysejtű* szervezet). Minden egyes sejtmag és körülötte a plazma bizonyos fokú önálló élettani egységnek tekinthető, és az egysejtű szervezeten belül is a működés-megoszlás kezdeti nyomai ismerhetők fel. Az ilyen szervezeteket *cönoblasztnak* nevezzük.

A működés-megoszlás határozottabb formában nyilvánul meg a gombostűfej moszaton (*Botrydium granulatum*, 43. ábra, A és B). E gombostűfejhez hasonló, gömb alakú egysejtű, életének bizonyos szakában folyóvizek nedves partrészein él. Föld feletti része zöld színű, gömbszerű, amely lefelé a talajban vékony, faágszerűen elágazó, fonalas, gyökér-



43. ábra. Magasabb szervezettségű egysejtű növények testtípusai: A – gombostűfej moszat – *(Botrydium granulatum)* csoport; B – gombostűfej moszat felnagyítva, földbeli rhizoidája; föld feletti asszimiláló testrésze; C – fekete kenyérpenész *(Rhizopus nigricans)* elágazó teste; D_1 – *Vaucheria* sp. elágazó fonalrendszere (egy sejtből áll); D_2 – az előbbi felnagyított csúcsi része; E – a *Caulerpa prolifera* teste, szár-, gyökér-, és levélszerű részre tagolódik; rh – gyökérszerű földbeli rész (rhizoida); c – szárszerű föld feletti testrész (cauloida); p – levélszerű testrész (filloida); F – *Acetabularia mediterranea* ernyőszerű, egysejtű növények; G – az előbbi felnagyított kalaprésze szaporító sejtekkel

szerű képződményekben – *rhizoidákban* – folytatódik. Ez a rögzítést, a víz és szervetlen sók felvételét végzi. A felvett anyagok akadály nélkül jutnak el az egy sejten belül a föld feletti, gömbszerű részbe, az asszimiláció színterére. Itt az ovális alakú zöld színtestek és a nagyszámú sejtmagok a külső, plazmadús részben helyezkednek el, míg a belső részt a központi vakuólumban levő sejtnedv tölti ki.

Határozottabb testdifferenciálódás figyelhető meg ott, ahol a talaj felé vékony, gyökérszerű *rhizoida*-fonalak, felfelé sporangiumtestek, oldalirányban pedig indaszerű nyúlványok fejlődnek ki (*Rhizopus nigricans* 43. ábra C). Elágazó sejtfonalak harántválaszfalak nélkül egysejtű testet alakítanak ki (*Vaucheria* moszat, 43. ábra, D). Jellegzetes nyitott ernyőhöz hasonló szerveződési forma esetében a nyélszerű rész alul rögzítő rhizoidokban folytatódik, felül pedig lapos, korong alakú, ernyőszerű részben zárul (*Acetabularia*, 43. ábra, F, G).

Az egysejtű test differenciálódása és a test egyes részei közötti működés-megoszlás még fokozottabb a *Caulerpa* nevű tengeri zöldmoszat esetében (43. ábra, E). A 30—40 cm-re megnövő egysejtű szervezeten már hengeres, szárszerű rész, ún. *kauloida* is kialakul. A tenger fenekén vízszintesen növekedő kauloidából vékony *rhizoida-fonalak* erednek, felfelé pedig lemezes, levélszerű (*filloida*) szervek fejlődnek. Válaszfal a testrészek között és a testrészeken belül nincs; a nagyméretű test szilárdítását a sejtfalon belül kialakuló, összekötő jellegű vastagabb cellulóz-lécek segítik. A viszonylag nagy testből – válaszfal hiányában – sérülés esetén az egész plazma kifolyik, s a szervezet elpusztul. Talán ez volt az egyik oka annak, hogy ez a szerveződési típus nem fejlődött tovább.

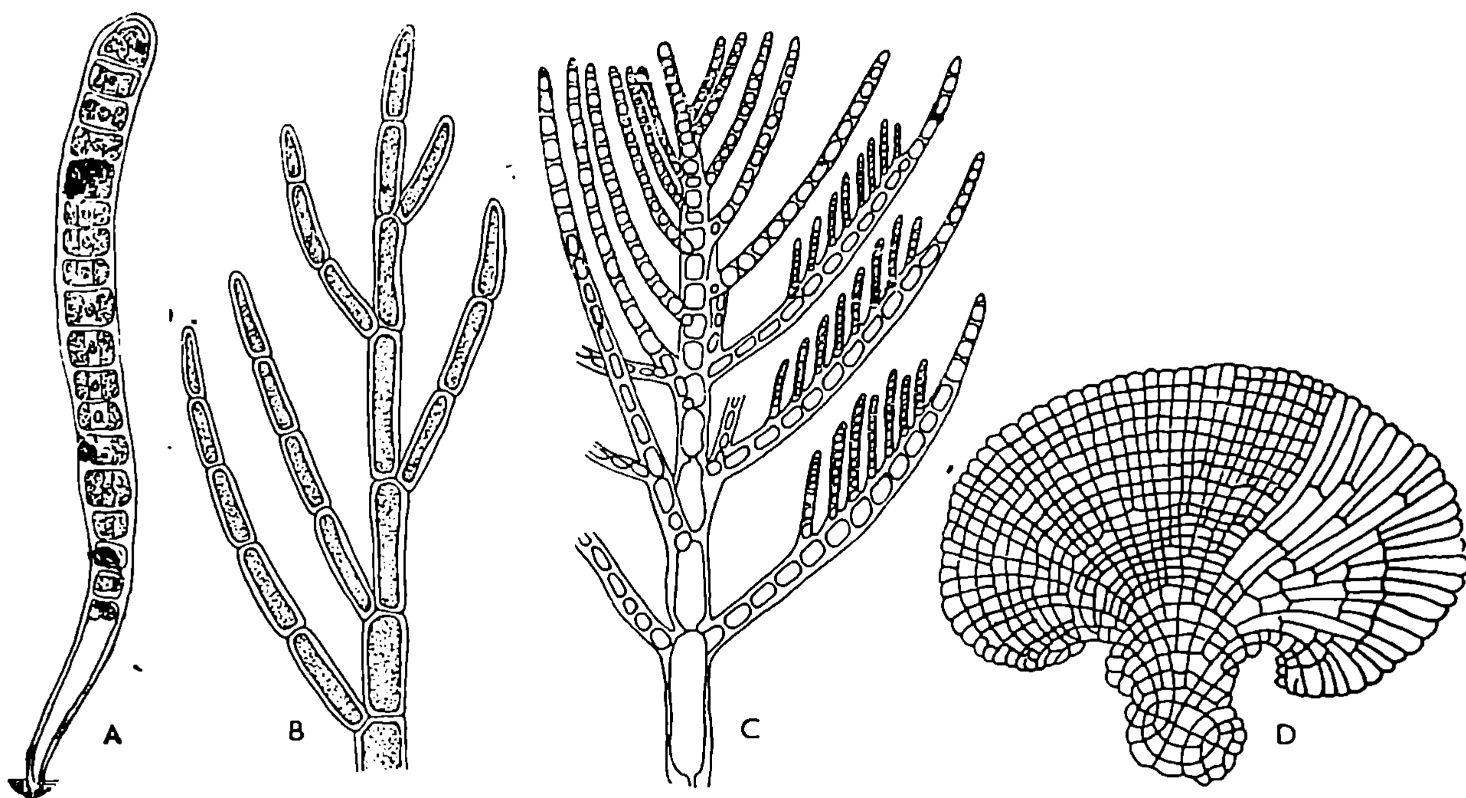
A TIPIKUS TÖBBSEJTŰ NÖVÉNYI SZERVEZETEK TESTALAKULÁSI VISZONYAI

Az ősibb jellegű növényi egysejtű testből alakult ki a többsejtű szervezet úgy, hogy az osztódás után létrejövő utódsejtek együttmaradtak, ám közöttük – a sejttársulásokkal ellentétben – kezdettől fogva plazmatikus kapcsolat és egyre inkább elkülönülő működés (működés-megoszlás) jött létre. A kiindulás tényét bizonyítja az is, hogy minden többsejtű szervezet – élete kezdetén – egyetlen sejtből alakul ki és fokozatosan szerveződik többsejtűvé. A többsejtű növényi test szerveződése is több irányban indul meg és a fejlődés különböző fokát éri el: egyeseken a néhány sejtből álló test sejtjei között alig figyelhető meg differenciáltság. Másokon már egy-egy sejt a többihez képest speciális működést fejt ki, pl. rögzítő sejt, csúcsi osztódó sejt, szaporító sejt. A specializálódás a test növekedésével egyre inkább fokozódik: a későbbiekben már több sejt végez egy-egy bizonyos működést, vagyis létrejönnek a *szövetek*, majd az összehangolt, de mégis határozott speciális működést végző *szervek*, amelyek a magasabbrendű növényeket jellemzik. A növényi test differenciáltságát fokozta az, hogy *a növények a szárazulatok kialakulásával a vízből szárazföldi környezetbe jutottak.*

A többsejtű növényi szervezetnek két fő fejlődési típusa van: az egyszerűbb felépítésű *teleptest*, és a külsőleg, valamint belsőleg differenciáltabb *hajtásos növényi szervezet.*

A TELEPTESTŰ NÖVÉNYEK SZERVEZŐDÉSI FORMÁI

A többsejtű növényi szervezet legegyszerűbb formája a *sejtfonalas test*. A csúcson elhelyezkedő, egy domború és egy sík fallal határolt, egymetszésű vezérsejt osztódása révén létrejövő sejtek a tér egy irányába rendeződnek és így fonalszerű test alakul ki. Kezdet-



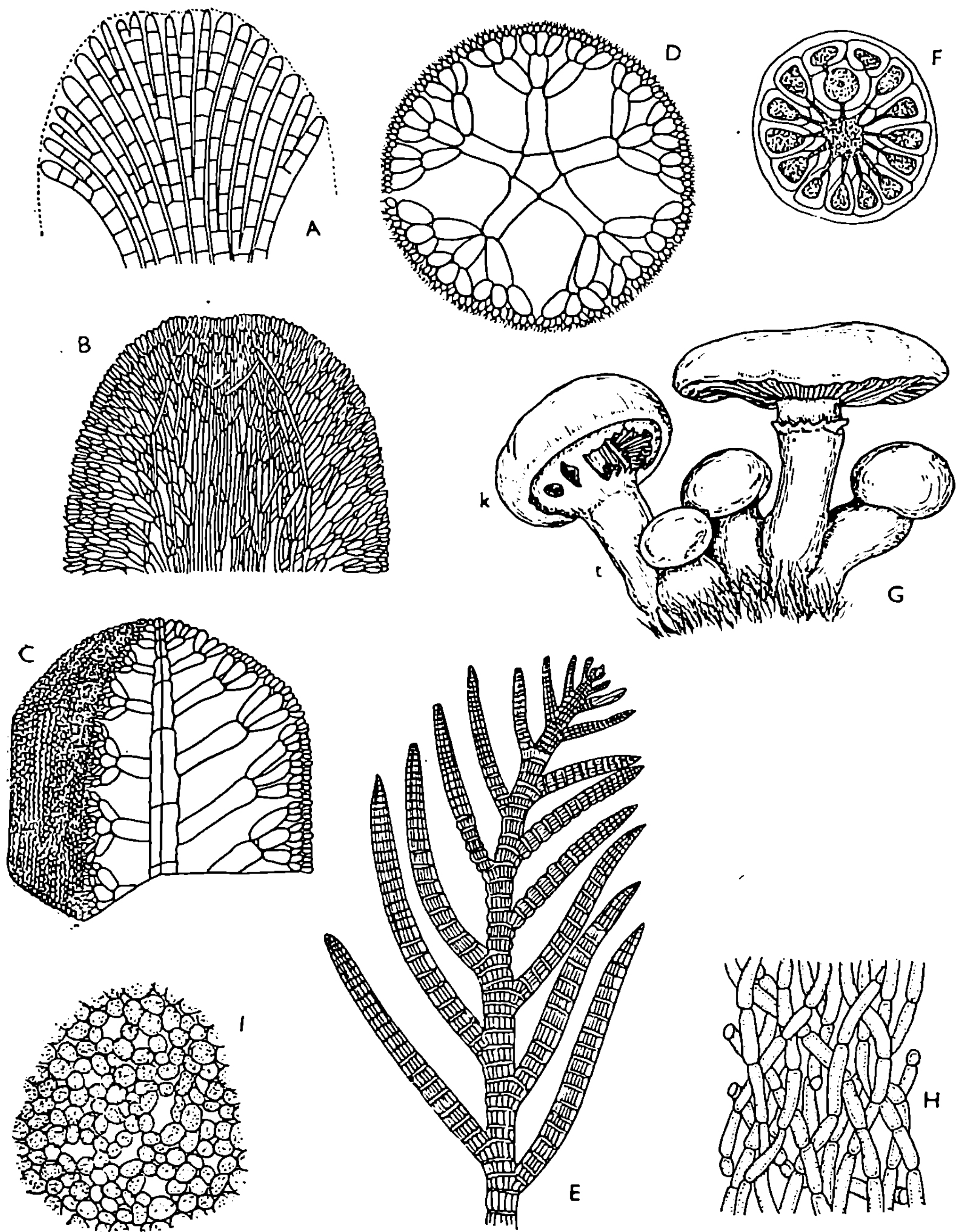
44. ábra. Sejtfonalas növényi szervezetek: A – *Ulothrix zonata* el nem ágazó sejtfonala; B – *Cladophora glomerata* szabálytalanul elágazó, sejtfonalas teste; C – *Antithamnion* vörösmoszat szabályosan elágazó, sejtfonalas szervezete; D – *Melosbesia* vörösmoszat sejtfonalakból alakult, lemezes teste

legesebb szerveződésű az *el nem ágazó sejtfonal;* ilyen az *Ulothrix* nevű zöldmoszat teste (44. ábra, A). Sejtjei a rögzítést végző alapi és a vezérsejt kivételével még egyenértékűek. Öv alakú egyetlen kloroplasztjuk segítségével asszimilálnak, emellett valamennyiük képes osztódni és így a sejtfonalat gyarapítják. Megfelelő körülmények között pedig különböző szaporító sejteket is létrehoznak.

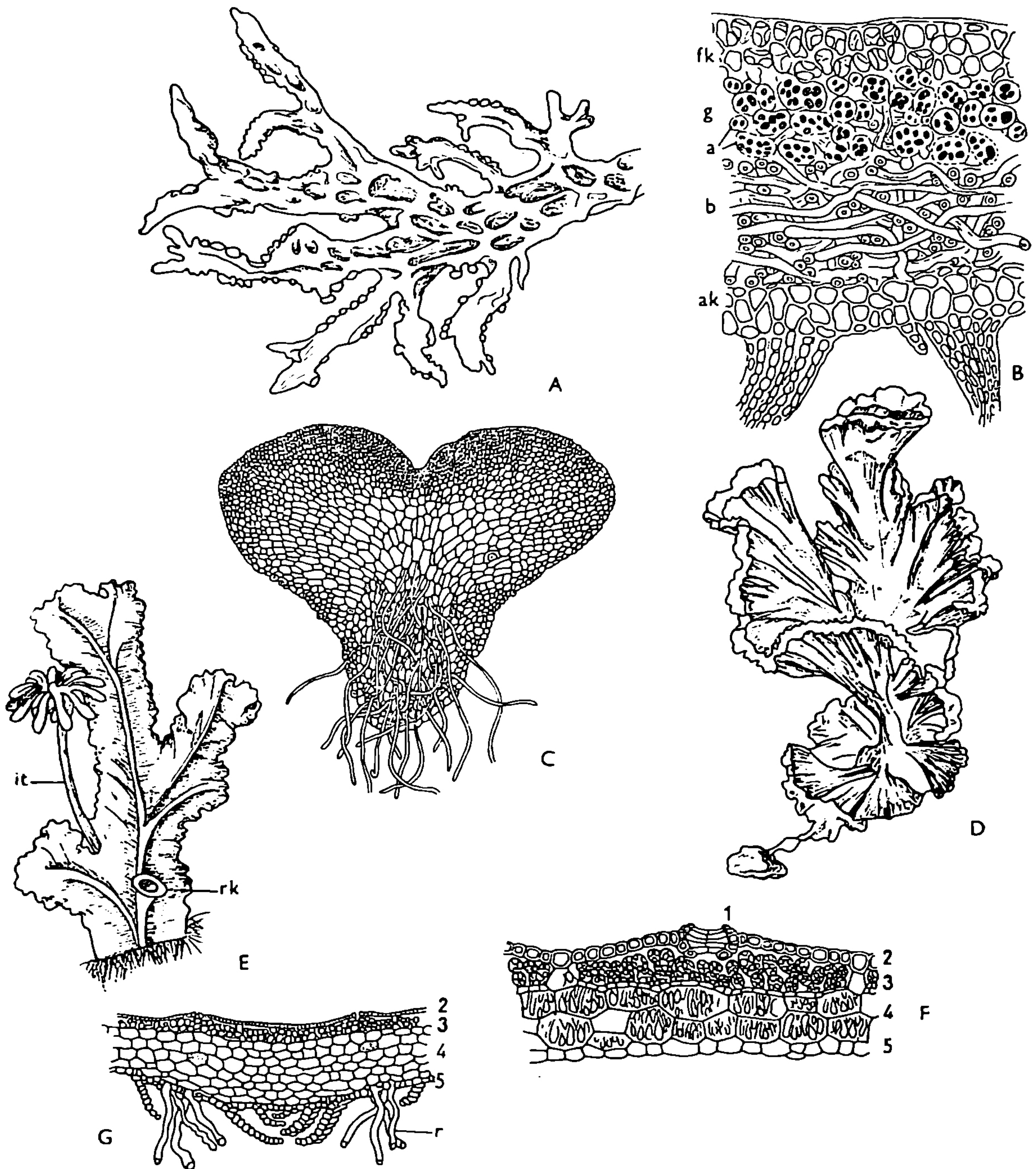
Szerveződésileg valamivel magasabb fokot képvisel az *elágazó sejtfonal.* Az elágazódás a testfelület nagyobbodását és az asszimilációs felszín növekedését eredményezte. A sejtfonal elágazódása úgy jön létre, hogy egyes sejtjei a felső részükön oldalirányban kidomborodnak, sejtmagjuk osztódik, és az eredeti sejtfal mentén válaszfal képződik. Az így kialakult oldalsejt mint egymetszésű vezérsejt működik és oldalfonal alakul ki. Ez az elágazódás a fejlődés alacsonyabb fokán *szabálytalan*, például a fonalas zöldmoszaté *(Cladophora glomerata)*, amelynek a sejtfonaláról mint közös alapról *(közalapos elágazás)* elsődleges oldalfonalak, majd ezekről másodlagos, harmadlagos stb. elágazások fejlődnek. Ezáltal idősebb korban a növény teste bokorszerű (44. ábra, B).

Fejlettebb forma a szabályosan elágazó sejtfonal, amelynek csaknem minden sejtjéből ívesen oldalra hajló, egymással párhuzamos elsőrendű elágazás indul ki; ezen további hasonló fonalas elágazások jönnek létre (*Antithamnion* vörösmoszat, 44. ábra, C).

A sejtfonalas szerveződés nem állt meg ezen a fokon, hanem a sejtfonalak tömörülése révén e típuson belül fejlettebb formák jelentek meg. Ennek egyik esete, amikor a villásan elágazó sejtfonalak továbbra is folyamatosan villásan elágazódva, egy síkban rendeződnek és tömörülnek, így egyre inkább szélesedő, lemezes testet alakítanak ki. A gyarapodás a széleken, a végálló sejtek újabb villás elágazódása révén történik. Ilyen pl. a *Melobesia* vörösalga (44. ábra, D). Ismételt elágazódással létrejöhet hengeres test is. A test tengelyé-



45. ábra. Magasabb szervezettségű sejtfonalas növények: A – villásan elágazó sejtfonalak hengeres testet alakítanak ki (vázlatos rajz); B – *Furcellaria* vörösmoszat központi fonalakból, többszöri elágazással kialakult, tömött állományú teste (szökőkút típus); C – *Chondria* vörösmoszat többszörösen örvösen elágazó oldalfonalai tömött, hengeres testet hoznak létre; D – az előbbi keresztmetszeti képe; E – *Polysiphonia* vörösmoszat hengeres testtípusa; F – az előbbi keresztmetszeti rajza; G – szabálytalanul rendeződött sejtfonalak alkotta gombatest *(Psalliota campestris* – csiperkegomba) tönkre (t) és kalapra (k) tagolódó teste; H – gombatönk hosszmetszete (a hifafonalak szabálytalanul keresztezik egymást); I – gombatönk keresztmetszet: hifafonalak átmetszeti képe

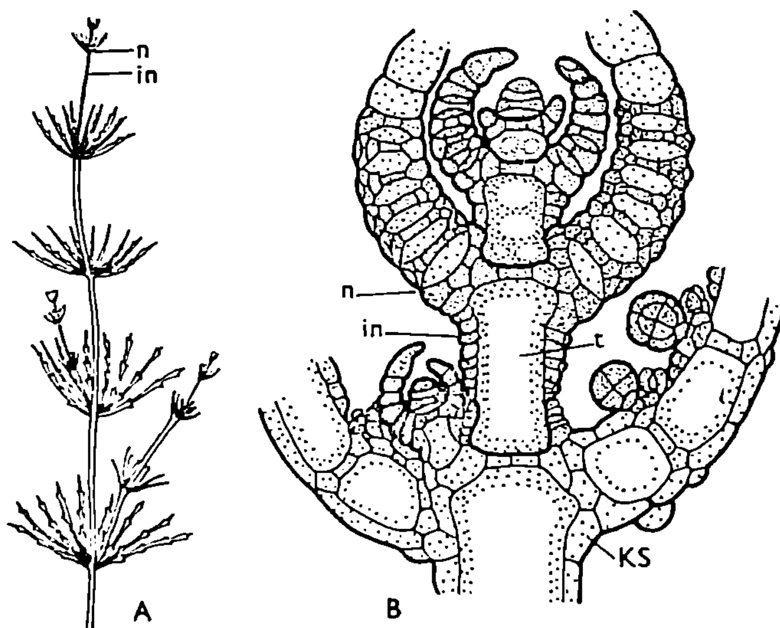


46. ábra. Lemezes testtípusok, – sejtfonalak sűrű szövedékéből alakul a zuzmók telepteste: A – telep-részlet; B – telep keresztmetszete; fk – felső kéreg; g – gonidiumos réteg algasejtekkel (a); b – gombafonalak laza szövedékű rétege; ak – alsó kéreg; C – a páfrányok lemezes, szív alakú előtelepe; D – *Ulva lactuca* zöldmoszat; E – csillagos májmoha *(Marchantia polymorpha)* lemezes felépítésű, villás elágazású testtel; it – ivarszerv tartó; rk – rügykosárka; F – teleprészlet: 1. légnyílás, 2. felső epidermisz; 3. asszimilációs szövet; 4. parenchima; 5. alsó epidermisz; G – a telep széle (r – rhizoida)

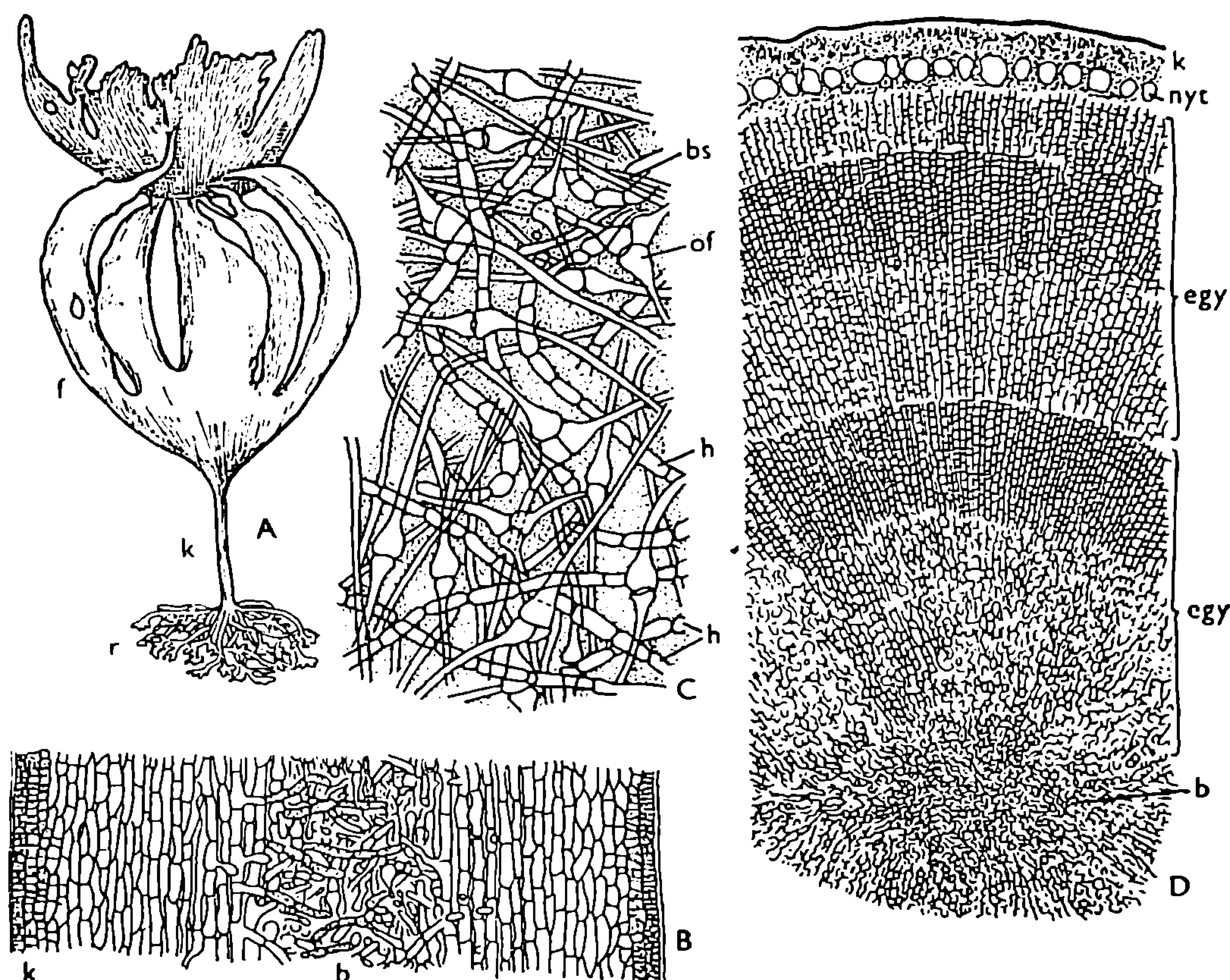
ben több sejtfonal húzódik, amelyek villásan elágazódnak, a szélsők sugárirányban kihajlanak, miközben ismét többszörösen elágazódnak. Végül is a szélső sejtek, fonalvégek oly sűrűn és tömötten helyezkednek el, hogy a felületen zárt hengeres test alakul ki. Az oldalra kihajló elágazó sejtfonalak révén ezt a szerveződési formát *szökőkút típus*nak nevezik (*Furcellaria* vörösalga). Ezzel szemben van olyan típus is, amelyben csak egyetlen központi sejtfonal található. Ennek csúcsi sejtje ismételten osztódik, és a lefűződő utódsejtek mindegyike oldalirányban több sejtet hoz létre, szabályosan, örvös állásban. Az így létrejött sejtek ismételt osztódással további utódsejteket produkálnak, s ennek eredményeképpen szintén hengeres alakú, zárt testtípus jön létre. Ilyen központi fonalas szerveződésű a *Chondria* vörösmoszat (45. ábra, C, D), és hasonló a *Polysiphonia* moszat is (E és F). A sejtfonalas szerveződésű típushoz sorolható a magasabbrendű gombák (*Ascomycetes, Basidiomycetes*) telepteste is. A sejtfonalak gazdagon elágazódva, bizonyos mértékig egymást átkeresztezve, összeszövődve húzódnak, és egyrészt a vegetatív micéliumot, másrészt a szaporító testrészt – pl. a basidiumos gombák számos faján föld feletti, kalapra és tönkre tagolódó termőtestet – alakítják ki. Belső szerkezetükre jellemző, hogy a sejtfonalak, az ún. hifafonalak lazább és sűrűbb szövedéke a magasabbrendű növények parenhima-szövetére hasonlít, azonban kialakulásban eltér attól, valamint az egymás közötti kapcsolat sem olyan szoros, így ál-parenchimának (*pszeudoparenchimá*nak), illetve *plektenhcimá*nak nevezzük e szövetes felépítést (45. ábra, G–I).

Sejtfonalas szerveződés figyelhető meg még a *zuzmók* telepében is. Sok zuzmótelep felső és alsó kéregrészét gombafonalak sűrűbb állománya építi fel, és középen a laza szövedékű gombafonalak között egysejtű — gömb, vagy fonalas — algaszervezetek helyezkednek el (46. ábra, A, B), és a két szervezet között tipikus együttélés, szimbiózis fejlődött ki (lásd későbbi fejezetben).

A sejtfonalas telepnél valamivel fejlettebb a *sejtlemezes test*. Itt a test egyik pólusán működő kétmetszésű vezérsejt jobbra és balra fűzi le a szeletsejteket, így *lemezes* telep alakul ki. Ennek szélességbeli gyarapodásában intenzív osztódásukkal a szeletsejtek is részt vesznek. Egyik formája a lebegő életmódú, kör alakú apoláris lemeztest (*Coleochaeta*), a másik az apoláris lemezes telep; ez alapjában a szubsztrátumhoz rögzítődik, amely utólag lehet 2–3 sejtsor vastagságú is (*Ulva*, tengeri saláta, 46. ábra, D). A lemezes test el is ágazódhat, amikor a csúcssejt kettéosztódik és a két utódsejt mint vezérsejt működik, s lemezes képződményeket hoz létre (pl. *Dictyota dichotoma*). Kétmetszésű vezérsejt működése révén alakul ki egyes májmoha villásan elágazó, hát-hasi részre tagolódó lemezes teste is (46. ábra, E–G), de ez nem tipikus



47. ábra. A – *Chara fragilis* teste örvösen ágazik el; B – felnagyított testrészlet: in – internodiális szárrész; n – nodiális szárrész; t – tengelysejt; ks – kéregsejtek



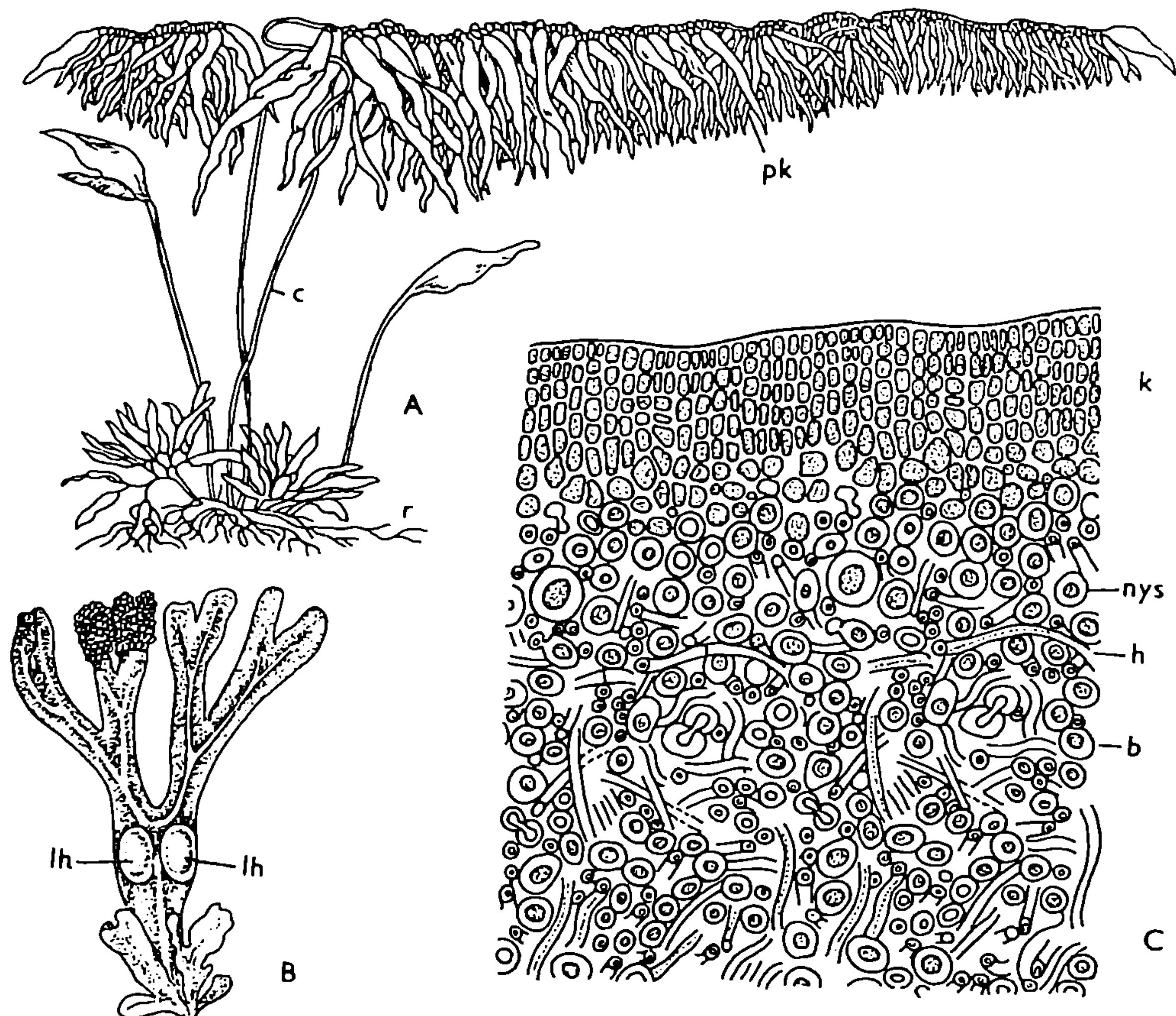
48. ábra. A – *Laminaria* barnamoszat gyökérszerű (r), szárszerű (k) és levélszerű (f) testrészre tagolódó testtípusa; B – szárszerű testrészének (egy éves) radiális hosszmetszeti képe: k – kéreg; b – bélrészlet; C – részlet a bél hosszmetszetéből; h – hifafonalak; öf – összekötőfonalak; bs – bélsejtek; D – több éves szárrész keresztmetszeti képe: k – kéregrész; nyt – nyálkatartók; egy – évgyűrű; b – bél, nyálkatartókkal

sejtlemez, mert több sejtréteg építi fel. A test alsó oldaláról rhizoidák erednek, amelyek a rögzítést végzik. Belsőleg a differenciáltság határozottabb. A felső és alsó bőrszövet között asszimiláló sejtfonalak, alul légkamrák helyezkednek el. A telep közepén több-sejtsoros parenchima alakul ki. Ezen a fejlődési vonalon keresztül eljutottunk a szövetes szerkezettel rendelkező teleptestig. Hasonló lemezes testfelépítést lehet megfigyelni a hajtásos növények ivaros szakaszát (gametofitonját) képviselő lemezes előtelepen is. Ilyen pl. a páfrányfélék szív alakú előtelepe (46. ábra, C), amely az ivarszerveket hordozza.

A teleptest további szerveződési formája az ún. *sejttest.* Erre a csillárka moszat *(Chara fragilis)* testalakulását hozzuk fel példának (47. ábra, A és B). A csillárka csúcsán megfigyelhető egymetszésű vezérsejt keresztfallal osztódik, majd ezután az alsó sejtből újabb osztódással két sejt alakul ki. Közülük a felső kétszer homorú, ez a *(nodiális)* szárcsomósejt, az alsóból pedig a szártag *(internodiális)* sejtje jön létre. A csúcssejt ilyen módon való osztódásával gyarapodik a csillárka tengelye. Az internodiális sejtek jelentősen megnyúlnak, így a tengely néha 1 m hosszúságot is elér, a nodiális sejtek haránt irányban, örvösen többször osztódnak, és ekkor mindig egy oldaltengely csúcssejtje alakul ki, amelyek mind

a tengelyhez hasonlóan gyarapodnak, megnyúlnak. A tengelyt alkotó nodális és internodális sejteket kisebb kéregsejtek egyrétegű sora fedi. A csillárka teste – bár belsőleg egyszerű szerkezetű – külső tagolódásában a magasabbrendű növényekre, pl. a zsurlókra jellemző sajátosságokat mutat.

A fejlődés során a test belsőleg egyre inkább differenciálódik. A test csúcsán levő sejt osztódásán kívül a test felületén levő sejtek is képesek osztódni, így *felületi osztódó szövet* alakul ki. Az 1 m-t is meghaladó *Laminaria* barnamoszat szárszerű részét kívülről izodiametrikus sejtekből álló kéreg borítja (48. ábra, A–D). A sejtek kromoplasztokat tartalmaznak, ugyanakkor merisztémaszerű működésük révén a törzs gyarapítását is végzik. A kéreg belső sejtjei nyálkát választanak ki. A kéregtől befelé a sejtek fokozatosan megnyúlnak és lazább szövedéket alkotnak. Egymással oldalsejtek segítségével lépnek összeköttetésbe. Ezt a központi tájat részben elágazó, részben rostacsőszerű sejtfonalak építik fel. Évenként a merisztematikus működés eredményeképpen évgyűrűkhöz hasonló rétegek képződnek, így idővel a tengelyrész jelentős vastagságot ér el. A lemezes teleprész a levélszerű és tövi részén interkaláris működés (sejtosztódás) folytán növekedik,



49. ábra. Magasabb szervezettségű telepes növények: A – *Macrocystis piriphera,* a tenger óriása, kb. 150 m hosszú; c – szár; pk – filloida; r – rhizoida; B – *Fucus vesiculosus* villás elágazású teste, léghólyagokkal; C – az előbbi szárrészéből készült keresztmetszet; k – kéreg; b – bélszövet; h – hifák; nys – nyálkasejtek

s évenként az előző évi levélszerű részek leválnak, helyet adva az új levélszerű *(filloida)* testrésznek. A növény harmadik vegetatív testtája gyökérszerű, ún. *rhizoida*, amely rögzítő funkciót végez.

E szerveződési típusban változatos testalakok jelentek meg. A *Fucus*-ok villás elágazású testűek (49. ábra, B, C); a *Lessonia*-félék fa alakúak, a *Macrocystis* (A) pedig hosszan elnyúló törzsű és sűrűn fedik levélszerű szervek. Ez utóbbi növény 100—150 m hosszúságot is elér, s így nemcsak a telepes növények között, hanem az egész növényvilágban is a legnagyobb méretű szervezetek közé tartozik.

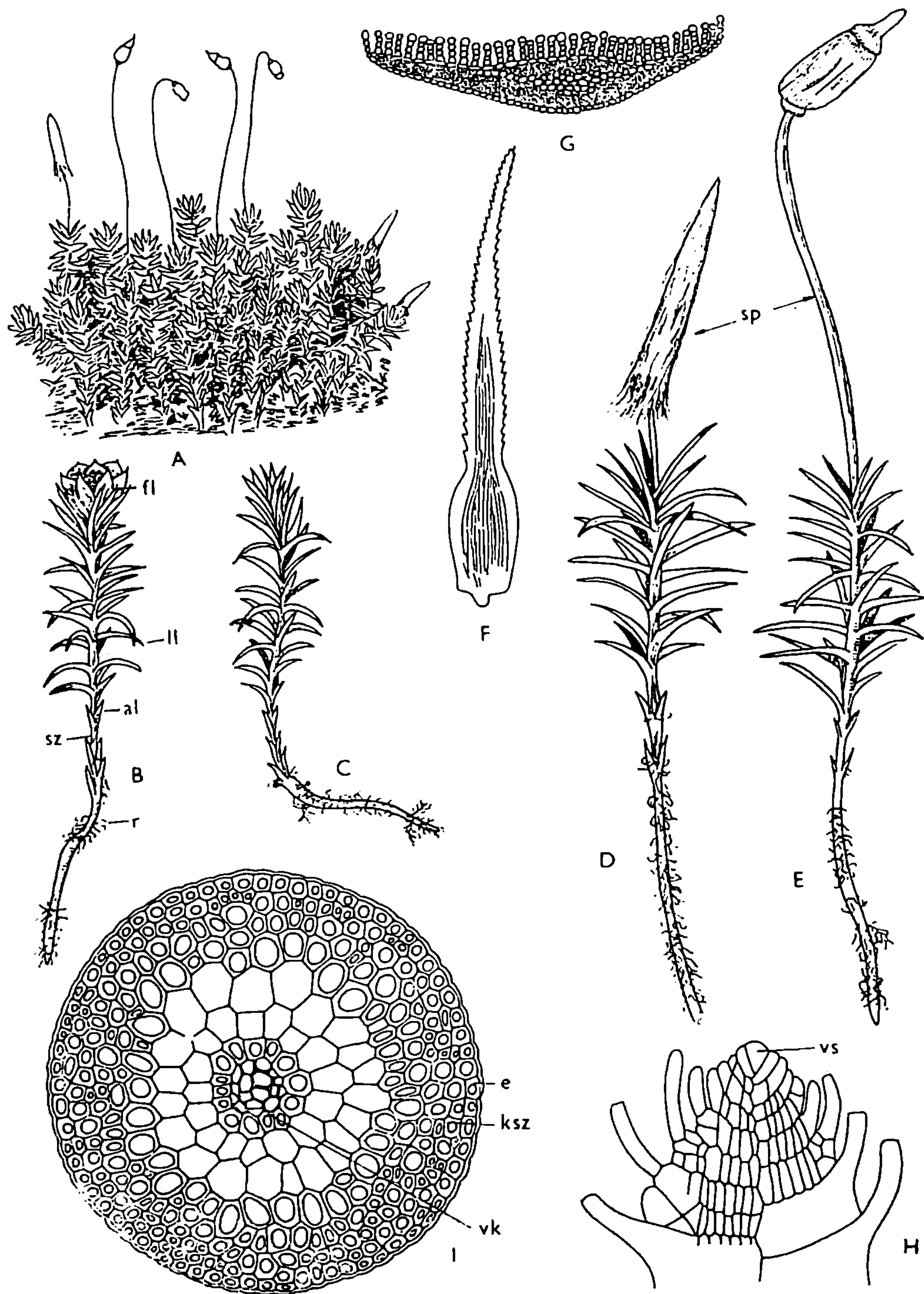
A HAJTÁSOS NÖVÉNYEK SZERVEZŐDÉSI FORMÁI

A víziből a szárazföldi környezetbe került első növények is teleptestűek voltak. Közülük egyesek ezen a szerveződési fokon maradtak (gombák, májmohák), másoknak az új környezeti viszonyokhoz való alkalmazkodás révén új testformájuk alakult ki. A szárazföldi életmódra való áttérés a növényi test nagymértékű tagolódását idézte elő. Kialakult a többnyire függőleges helyzetű, a talajban gyökérzettel rögzítődő, a levegőbe kiemelkedő, elágazó, zöld leveleket hordozó szár, vagyis a vegetatív hajtás, illetve hajtásrendszer, amely a fénynek és a növényi élethez nélkülözhetetlen széndioxidot tartalmazó levegőnek a lehető legjobb felhasználására vált alkalmassá. A hajtásos növények vegetatív testrendszerének szerveződése is több irányban indult meg.

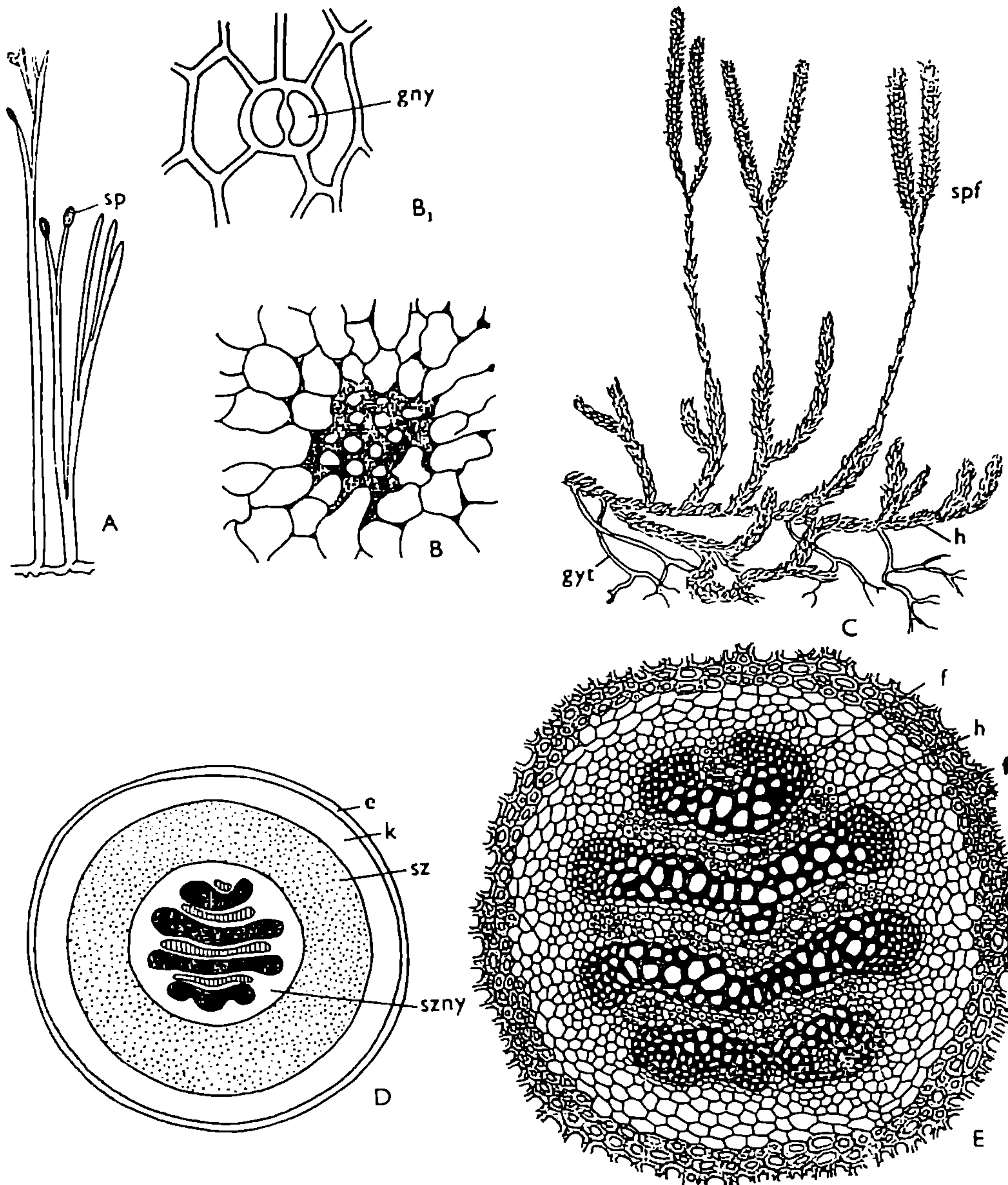
Az egyik kezdetleges szerveződési forma a *lombos mohák* (50. ábra) testalakulása. A néhány centiméteres moha növénykének felemelkedő, illetve függőleges helyzetű, hengeres száracskáján csavarvonal mentén, apró pikkelyszerű (lemezes) levélkék ülnek, amelyek az alsó részen barna színűek *(allevélkék)*, felfelé zöldek *(lomblevélkék)*; ez utóbbiak végzik az asszimilációt. A száracska rögzítését egysejtű, elágazó rhizoidák látják el. A száracska csúcsán háromélmetszésű vezérsejt működik, amely három irányban fűz le sejteket, ennek révén gyarapodik, növekedik a száracska. A lefűződő szeletsejtek között a továbbiakban szerkezeti és működési különbség alakul ki. Egyes kis sejtcsoportok azonos felépítésűek és hasonlóan működnek, a szomszédságukban pedig más működésre differenciált sejtcsoportok jelennek meg: *kialakulnak az egyszerű szövetek.* Így a lombosmoha száracskáján egy-sejtsoros bőrszövet, epidermisz, alatta 4—6 sejtsoros kéregszövet következik, majd ezen belül középen ún. vezetőköteg helyezkedik el, amely a vizet és ásványi sókat, valamint a szerves tápanyagokat szállítja. E szállító sejteket a kéregszövet felől raktározó parenchima vagy vastagfalú sejtek határolják. A szilárdító és szállító elemek csoportos megjelenése az eddigiekhez képest új szerkezeti és működésbeli sajátság. E szövetek nagyban hozzájárultak a szárazföldi és egyben magasabb szervezettségű hajtásos növények kialakulásához. A levélkék sok fajon csak egy-sejtsor vastagságúak és kétmetszésű vezérsejt révén jönnek létre.

A lombos mohákkal szemben mind belsőleg, mind külső felépítés tekintetében sokkal differenciáltabbak a tipikus hajtásos növények, amelyekben már nem egyszerű szövetek, hanem funkcionálisan összehangolt és fejlődésileg összetartozó szövetcsoportok, ún. *szövetrendszerek* alakultak ki. Ezek megjelenése a nagyobb testű algák szárazföldre jutásával és fokozatos, de nagymértékű átalakulásával következett be.

A differenciálódás mellett e növényi szervezetek méretbelileg jelentősen növekedtek. Az első szárazföldi növények bokorszerűek voltak, majd utána a fa termet vált uralkodóvá. Így a bokorszerű *őscserjék* (51. ábra, A és B) egy-két méter magasságot is elérő, villásan elágazó szervezetekként jelentek meg. A test gyarapítását a csúcsi részben több

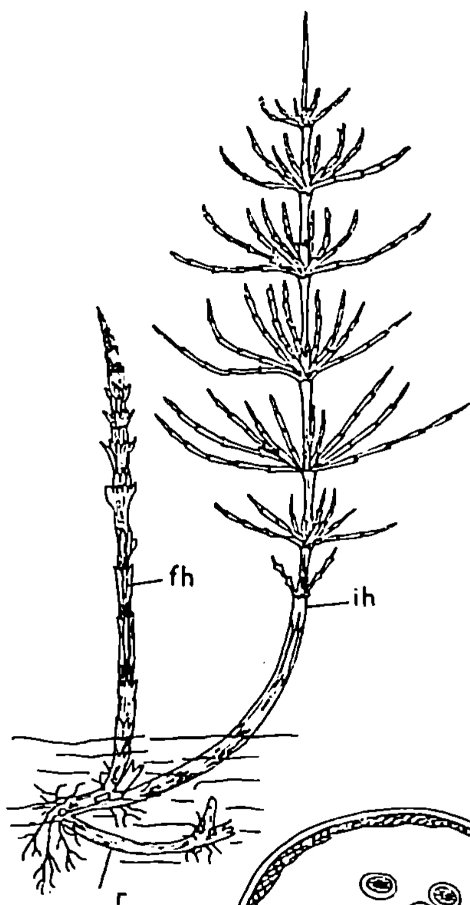


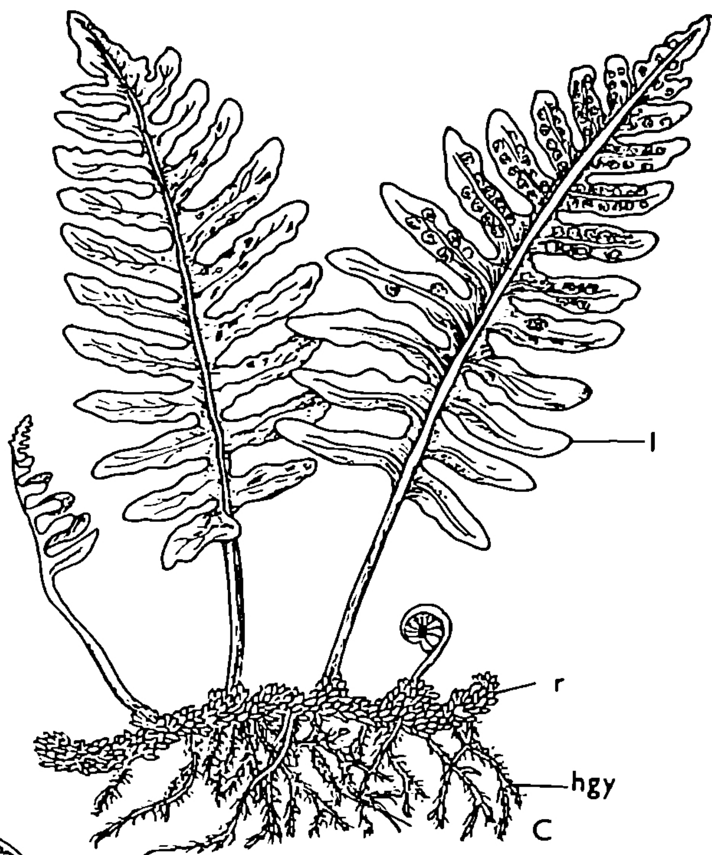
A
B
C
D
E
F
G
H
I
fl
ll
al
sz
r
sp
e
ksz
vk
vs

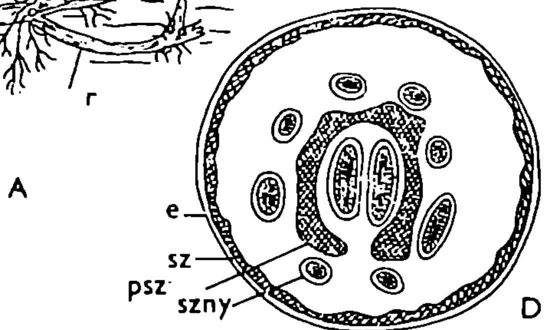


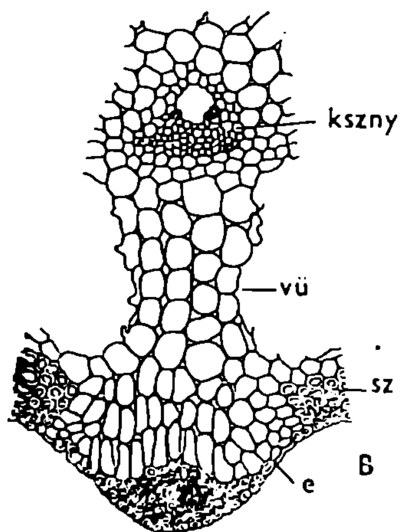
51. ábra. A – villásan elágazó őscserje, csúcsán sporangiumokkal (sp); B – szállítóköteg vastagfalú tracheidákkal, B_1 – epidermisz-részlet gázcsere-nyílással (gny); C – korpafüvek már fejlettebb testszerveződést mutatnak; h – hajtás; gyt – gyökértartók; spf – sporangium-füzér; D – a szár átnézeti képe: e – epidermis; k – kéreg; sz – szilárdító szövet; szny – lemezes szállítónyaláb; E – lemezes szállítónyaláb részletrajza; f – farész; h – háncsrész

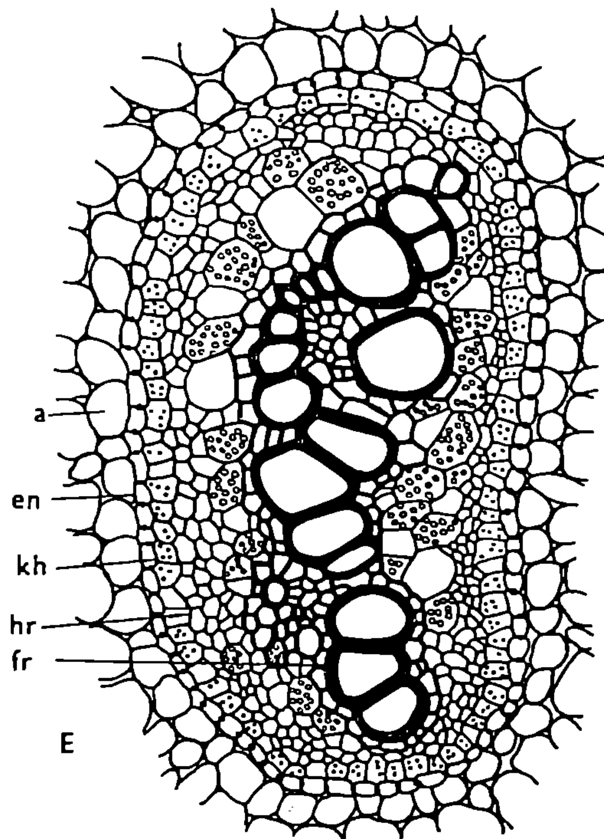
◀ *50. ábra.* A hajtásos növények egyszerű felépítésű testtípusai, a lombos mohák: A – mohagyep-részlet; B – hím ivarjellegű növényke: sz – száracska; r – rhizoida; al – allevélkék; ll – lomblevélkék, fl – fellevélkék; C – női ivarjellegű növényke; D, E – mohanövények, sporangiummal (sp); F – lomblevélke felnagyított rajza; G – lomblevélke keresztmetszete; H – a moha szártenyésző kúpja, hárommetszésű vezérsejttel (vs); I – kifejlett száracska keresztmetszete: e – epidermisz; ksz – kéregszövet; vk – vezetőköteg


fh
ih
r
A


l
r
hgy
C


e
sz
psz
szny
D


kszny
vü
sz
e
B

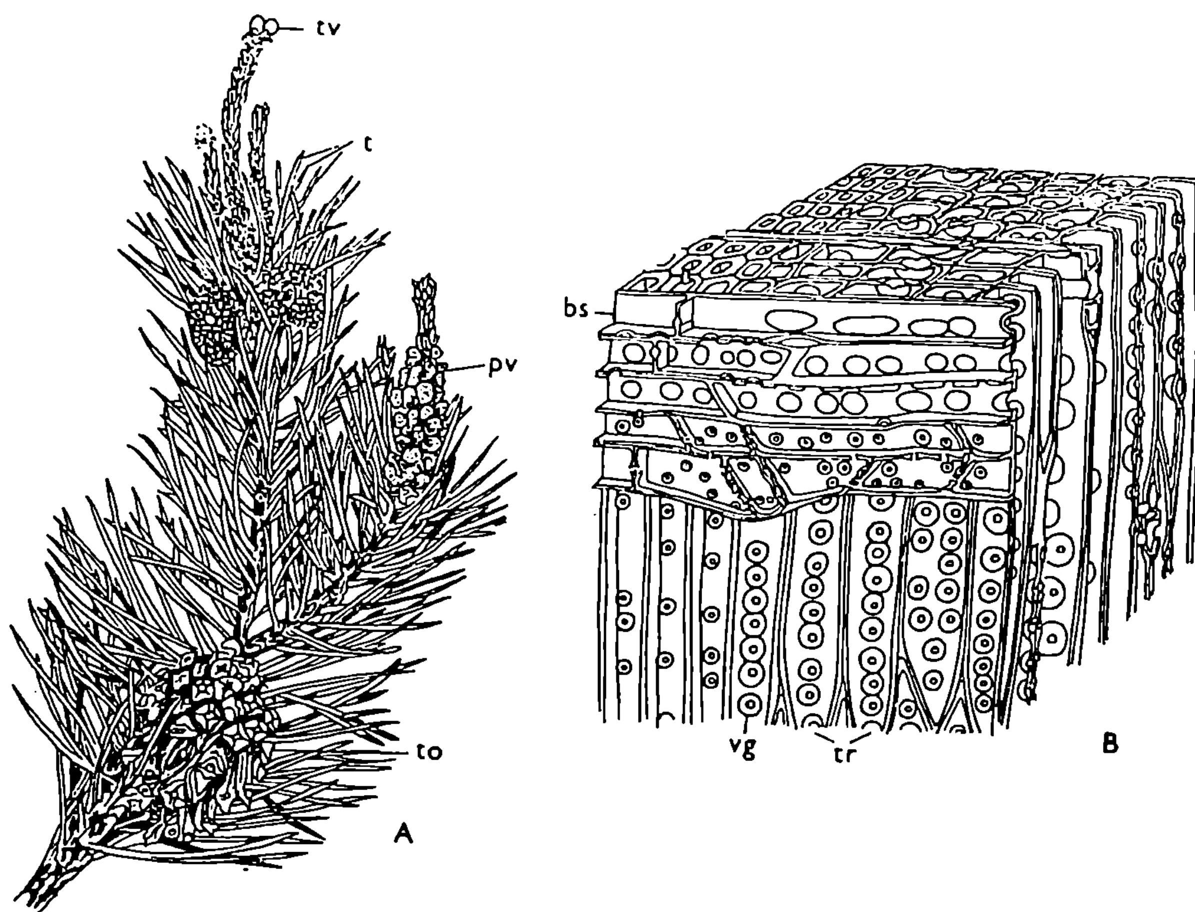

a
en
kh
hr
fr
E

osztódó sejt végezte. A test belső felépítése a mohák szerkezetével mutat hasonlóságot. Az egy-sejtsoros bőrszövetben a két, vese alakú zárósejtes sztómák már megtalálhatók. Az epidermiszen belül raktározó parenchima-szövet helyezkedik el, amely középen egyetlen vezetőköteget, nyalábot *(protosztéle)* fog körül. A szállítónyaláb tracheidákból áll. A következő fejlődési fokon a testgyarapodás hárommetszésű vezérsejttel *(zsurlók, páfrányok)* vagy osztódó sejtcsoport révén (iniciális sejtek, pl. *korpafüvek*en) történik. A korpafüvek, zsurlók, páfrányok testmérete a Föld ókorában és középkorában 10—20 m magasságot is elért. A ma élő fajok néhány dm vagy 1—2 m méretűek. A száruk gyakran elfekvő, villásan elágazó (korpafüvek, 51. ábra, C, D, E). A korpafüvek hajtástengelyének közepén lemezes szállítónyaláb helyezkedik el, amelyen belül a farész mellett már háncselemek is megjelennek (az ősibb jellegű rostasejtek és háncsparenchima-sejtek), csoportos elrendeződésben. Egy vagy több ún. hadrocentrikus nyaláb végzi a vízszállítást és a kész tápanyag-továbbítást a csipkeharasztokban és páfrányokban (52. ábra, D, E). Itt a vízszállító farész van belül, és gyűrű formájában körülveszi a háncsrész. Különösen az utóbbiakban néha már megtalálhatók a gyorsabb vízellátást biztosító, nagyüregű vízszállító csövek, a *trachedk*. Megjegyzendő, hogy a páfrányféléken csak földbeli hajtás található, a föld fölé vagy nagyon tagolt, vagy összetett levelei fejlődnek. Testszerveződésükben fejlettebb forma az örvös elágazású hajtás. A zsurlóféléken – több szintben – 6—10 oldaltengely indul ki, örvös elhelyezkedésben. A szállítónyalábok itt kollaterálisak (a háncsrész az epidermisz felé, a farész befelé tekint; 52. ábra, A, B, C).

Az első száras növények nem viseltek *levelek*et, azonban némelyik őscserjén már – elszórtan – pikkelyszerű levelek jelentek meg. Ezek a rövid, pikkely vagy ár alakú levelek hosszú ideig uralkodók maradtak. Szórt elrendeződésben, de sűrűbben, csavarvonal mentén alakulnak ki a korpafüveken, négy sorban a csipkeharasztokon – a két felső levél rövidebb, a két alsó hosszabb: felemás levelűség, *anizofilia* –, örvösen, alsó részükön összenőve jönnek létre a zsurlókon. A dúsan elágazó ősharasztok ágai egy síkban rendeződnek, az ágcsúcsok ebben az irányban kiszélesednek és egymással összenőnek, s így erősen tagolt vagy többszörösen szárnyasan összetett levelek alakulnak ki. Már a korpafüvek leveleinek belső differenciációja eléggé fejlett. A hajtás talajhoz való rögzítését kezdetben rhizoidák végzik (őscserjék), azonban elég korán megjelenik a szövetes felépítésű gyökér (korpafüvek, zsurlók, páfrányok). Ezek még vízszintesen növekedő földbeni hajtásról erednek (zsurlók, páfrányok), vagy a levegőbe emelkedő hajtások lefelé növekedő gyökértartóin alakulnak ki (korpafüvek, csipkeharasztok).

Az előbb említett növényeken, fiatal állapotban kis csíragyökér szerveződik, ez azonban rövid fejlődés után elpusztul és a földbeli hajtás gyökerei veszik át funkcióját. A földbeli szervek továbbfejlődésének iránya az, hogy intenzív fejlődés révén a csíragyökér oldalgyökerek létrehozásával erőteljesen elágazódik, és a szerveződés csúcsán kialakul az ún. *főgyökérrendszer*, amely a nyitvatermőket és a zárvatermők nagy részét jellemzi. A főgyökér és a belőle eredő első- majd a másod-, harmad- és *n*-ed rendű oldalgyökerek révén mélyebbre hatol a talajba és nagyobb felületet hálóz be, így a vízfelvétel, szállítás nagymér-

◀ *52. ábra.* A – a mezei zsurló *(Equisetum arvense)* örvösen elágazó hajtása: r – rhizóma; fh – föld feletti, fiatal hajtás; ih – örvösen elágazó idős hajtásrendszer; B – anatómiai részlet a szárból: e – epidermisz; sz – szilárdító szövet; vü – vallekuláris üreg; kszny – kollaterális zárt szállítónyaláb; C – édesgyökerű páfrány *(Polypodium vulgare)*: r – földbeli rhizóma; hgy – hajtáseredetű gyökerek; l – szárnyasan szeldelt lomlevelek; D – rhizóma átmézeti képe; e – epidermisz; sz – szilárdító szövet; psz – patkó alakú szilárdító szövet; szny – hadrocentrikus szállítónyaláb; E – szállítónyaláb felnagyítva: a – alapszövet; en – *Caspary*-pontos endodermisz; kh – keményítős hüvely; hr – háncsrész; fr – farész

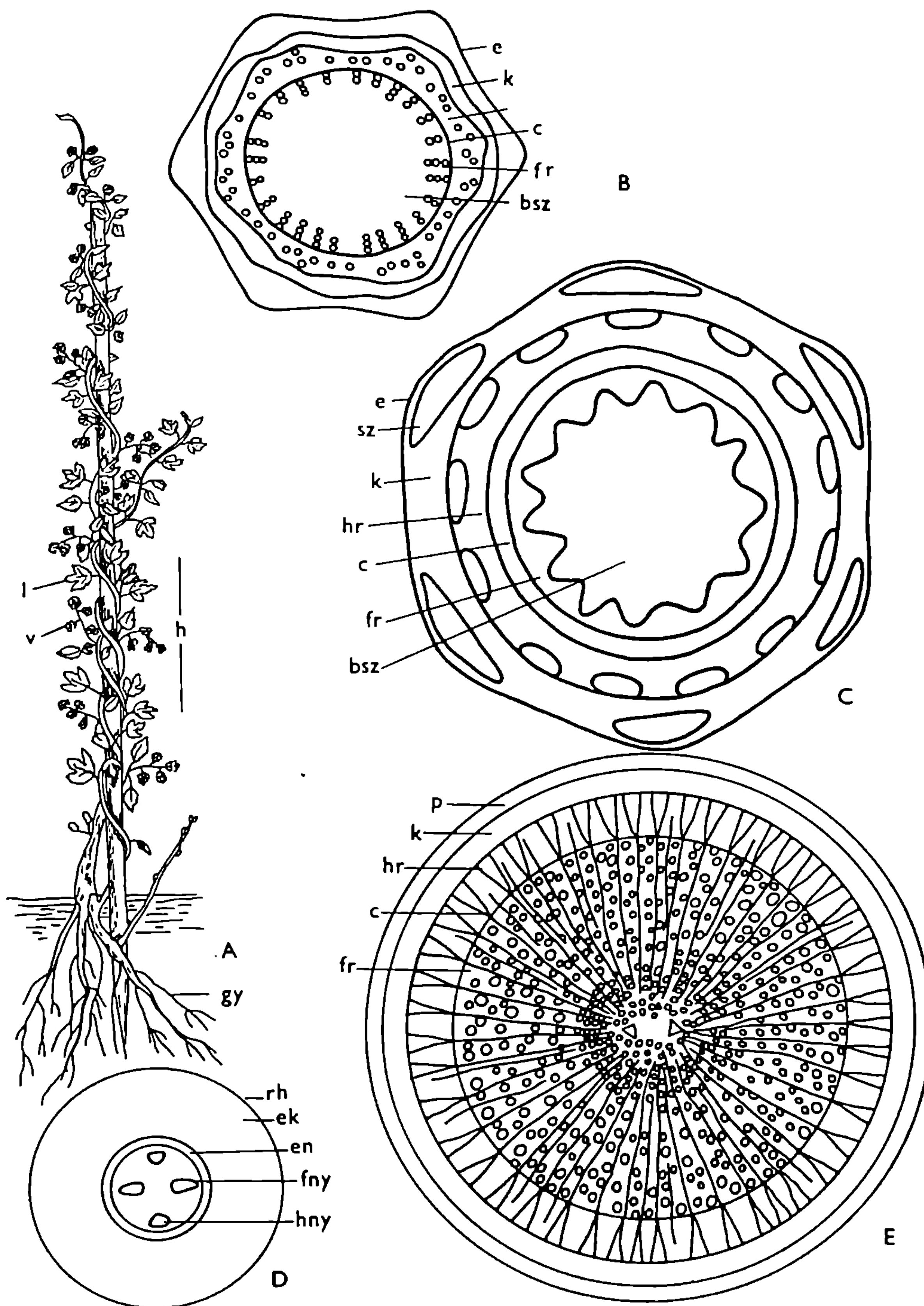


53. ábra. A – az erdei fenyő *(Pinus silvestris)* hajtásrendszer-részlete; t – tűlevelek; tv – termő levelesvirág; pv – porzósvirág; to – toboz; B – szöveti részlet a hajtás fatestéből: tr – tracheidák; vg – vermes gödörke; bs – bélsugár

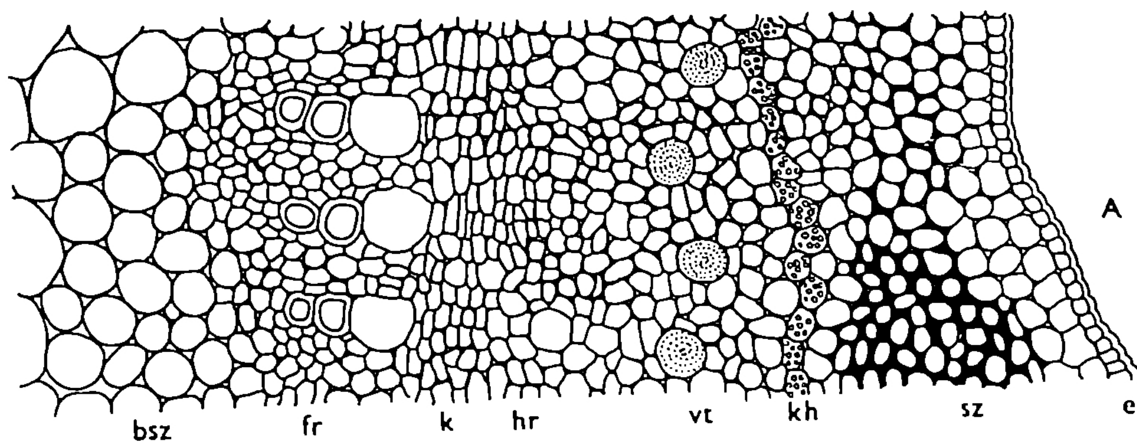
tékben megnövekszik, ezenkívül nagyobb méretű föld feletti test tartása, rögzítése válik lehetővé (54. ábra A, gy). E szövetrendszeres gyökerek belsőleg igen differenciáltak, és ezenkívül másodlagos vastagodás révén jelentős átmérőt is elérhetnek (54. ábra D, E, és 55. ábra, C, D).

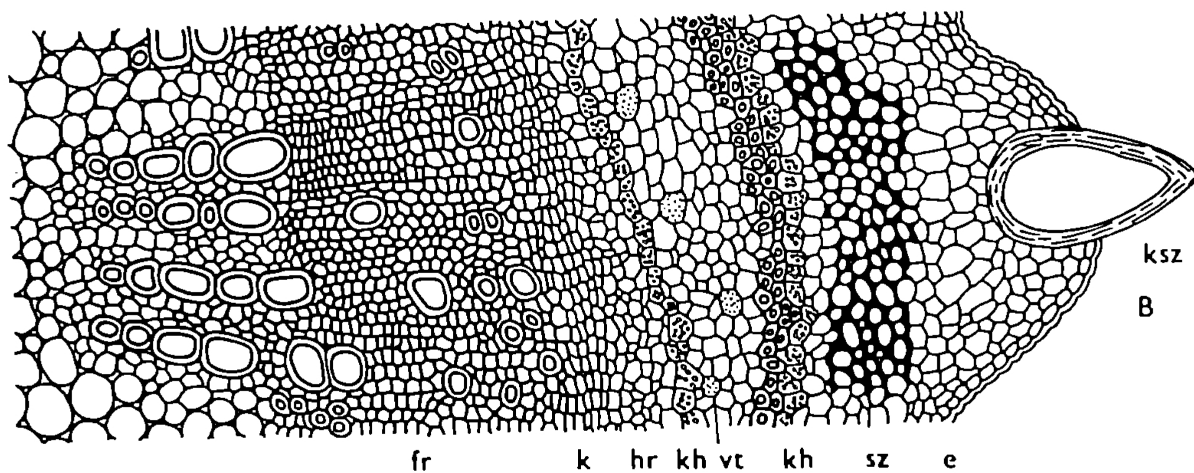
A föld feletti *hajtások* kialakulására nagy változatosság jellemző. Méret tekintetében lehetnek fűszerűek, cserjék és fa termetűek, állományra nézve lágyszárúak, fás és pozsgás növények. Általában a főtengely többszörös elágazása révén *hajtásrendszer* alakul ki (közalapos elágazás). Az *elágazás* lehet a főtengely korlátlan növekedése révén *fürtös*, és az oldaltengelyek dominanciája folytán *bogas* rendszerű. A hajtások szárcsomóin egyesével *(szórtan)*, kettesével *(átellenesen)*, többesével *(örvösen)* jönnek létre a levelek. Belső szerkezet tekintetében a bőr-, az alap- és szállító szövetrendszeren belül sokféle működésre módosult szövetek találhatók funkcionálisan összekapcsolva. Jelentős tény volt, hogy a tracheidák mellett megjelentek a nagyobb méretű, csőszerű, több sejtből álló, per-

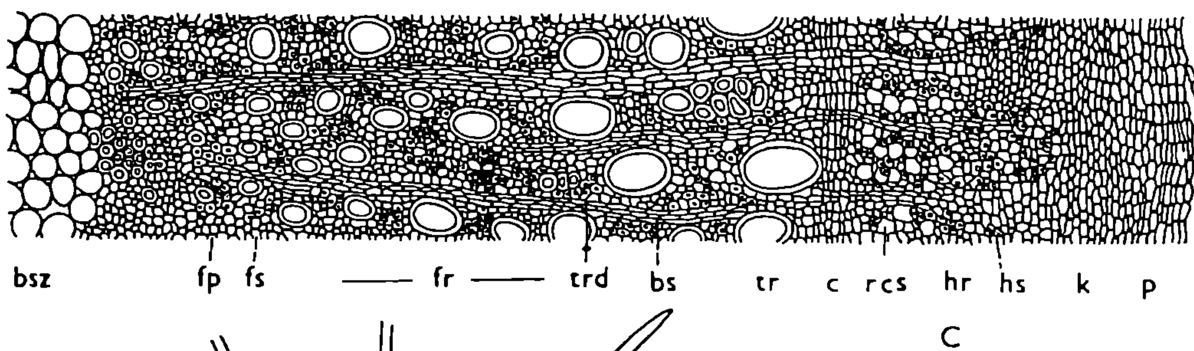
54. ábra. A – a komló *(Humulus lupulus)* habitusa; gy – gyökérzet; h – hajtás; l – levél; v – virágzat; B – fiatal szár keresztmetszete; C – idősebb szár keresztmetszete; e – epidermisz; k – kéreg; sz – szilárdító szövet; hr – háncsrész; c – kambium; fr – farész; bsz – bélszövet; D – fiatal gyökér átnézeti képe; E – idős gyökér átnézeti rajza: rh – rhizodermisz; ek – elsődleges kéreg; en – endodermisz; f ny – fanyaláb; hny – háncsnyaláb; p – paraszövet; k – kéreg; hr – háncsrész; c – cambium; fr – farész ▶

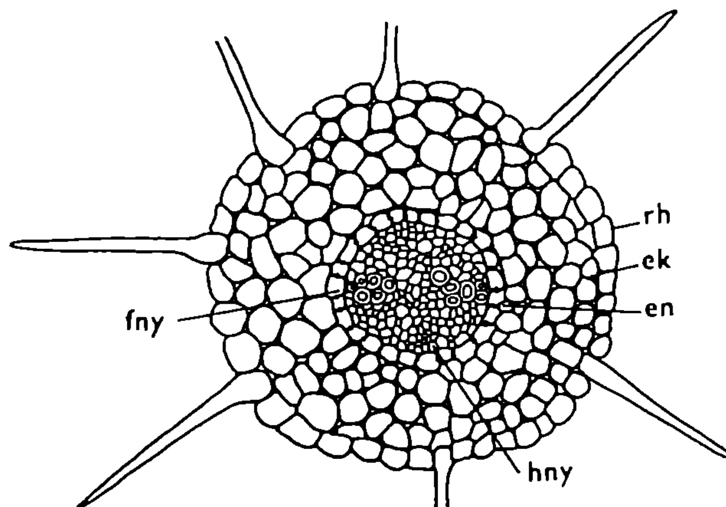


e
k
c
fr
bsz
B
e
sz
k
hr
c
fr
bsz
C
l
v
h
A
gy
p
k
hr
c
fr
E
rh
ek
en
fny
hny
D


A
bsz
fr
k
hr
vt
kh
sz
e


B
ksz
fr
k
hr
kh
vt
kh
sz
e


C
bsz
fp
fs
fr
trd
bs
tr
c
rcs
hr
hs
k
p


D
rh
ek
en
fny
hny

forált vízszállító csövek *(tracheák)*, amelyek a vízszállítást meggyorsították (53. ábra, B; 54. ábra, B, C; és 55. ábra, A, B).

A pikkelylevél a nyitvatermőkön még megtalálható. Környezeti viszonyoktól, fajtól függően a *levelek alakja* és mérete nagyot változott. Az egyszerűbbtől haladva: tűlevél, lándzsás, tojásdad, szív, vese alakú egyszerű levelek, amelyek tagoltan vagy tagolatlanul ép, fűrészes, fogazott, csipkézett széllel szerveződtek. Sok növényen szárnyasan és tenyeresen összetett levelek találhatók. E nagyobb felületű leveleknek újabb funkciói alakultak ki: az asszimiláció mellett jelentősen megnövekedett az átszellőztetés, a párologtatás, a kiválasztás és raktározás (53. ábra és 54. ábra A).

A gyökér, hajtás, levél ilyen alak- és működésgazdagsága tette lehetővé a különböző és sokszor nagyon is ellentétes – pl. trópusi és hideg égövi – tájakon való megélhetést, így ezek a növények a Föld egész felületén uralkodólag terjedtek el.

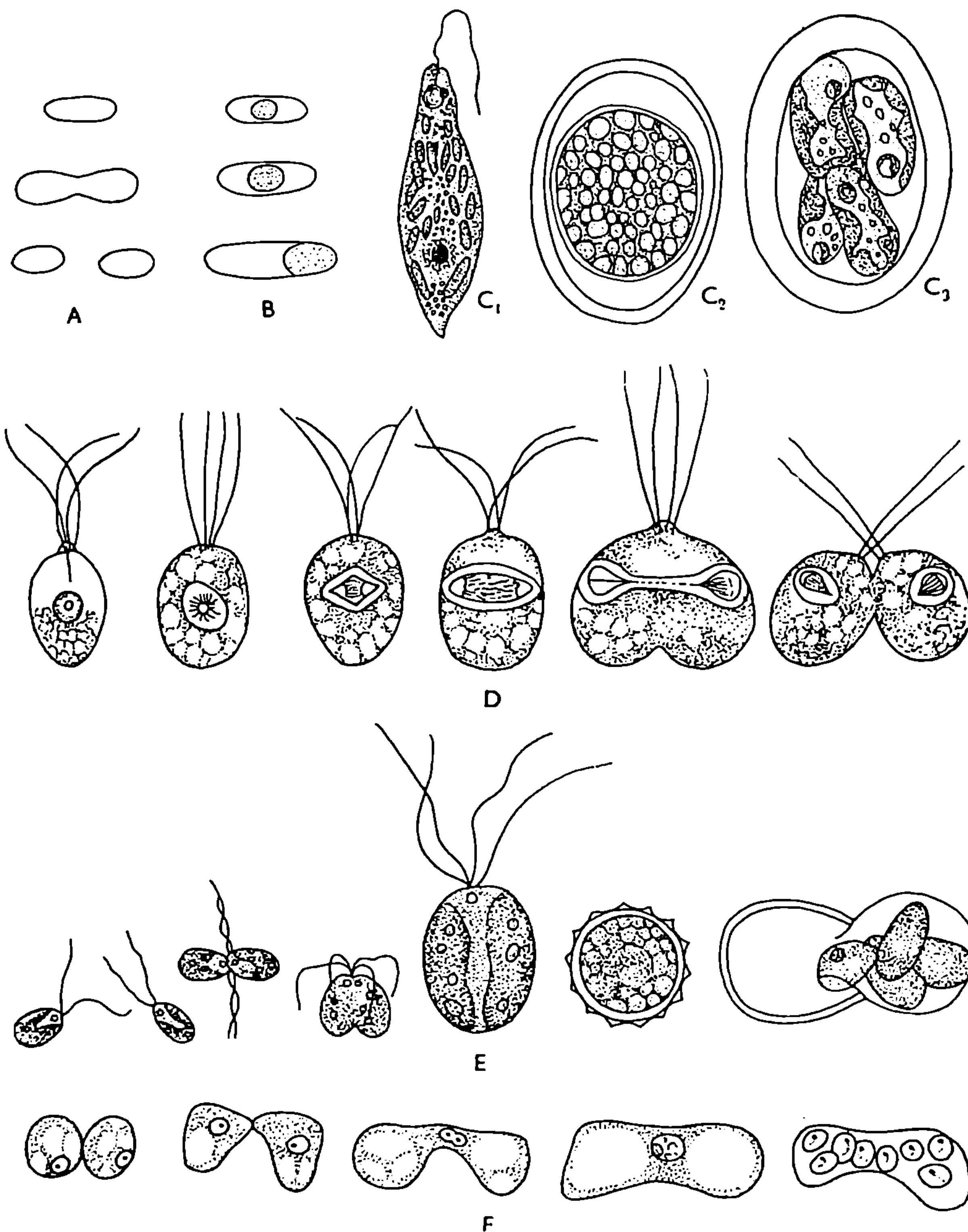
A NÖVÉNYEK TESTALAKULÁSI VISZONYAI A REPRODUKTÍV FUNKCIÓVAL ÖSSZEFÜGGÉSBEN

Minden élő szervezetnek, így a növényeknek is egyik jellemző életfolyamata a szaporodás *(reprodukció)*, azaz utódok létrehozásával önmaguk megújítása, a faj fenntartása. A legdifferenciáltabb vegetatív testű szervezetek, a magvas növények jólismert reproduktív szervei: a virág, a termés és a mag a törzsfejlődés során évmilliók alatt kialakult, komplex testrészek. Amint a növények vegetatív teste, illetve szervei a hosszú fejlődés folyamán különböző fokozatokon mentek át, úgy a reproduktív szervek is hosszú, különböző fejlődési szinteken át jutottak el a legegyszerűbbtől a legdifferenciáltabb felépítésig. Jellemző továbbá, hogy az egyedi fejlődés során általában mindig a vegetatív test alakul ki előbb, és csak bizonyos idő múlva jelennek meg a reproduktív funkciókra berendezett sejtek, sejtcsoportok vagy szervek.

Míg a vegetatív szervek működése elvileg folyamatosnak mondható, addig a reproduktív életfolyamatok számos növényen időszakosak, s ugyanazon az egyeden – újabb és újabb szaporító testrészek létrehozásával – többször ismétlődhetnek. Emellett tudnunk kell azt is, hogy – az állatok nagy többségével szemben – *csaknem minden növény képes ivartalanul és ivarosan is szaporodni.* Az egyszerűbb és összetettebb ivartalan szaporító szervben általában nagy számban létrejövő szaporító sejtek, ún. spórák közvetlenül képesek továbbfejlődni új szervezetté. Az ivaros szaporító szervekben keletkező sejtek, a hím- és női ivarsejtek *(gaméták)* kettesével *zigótává* egyesülnek, amelyből további szerveződéssel új növényi test alakul ki.

A következőkben az egysejtű, a teleptestű és a hajtásos növények néhány nagyon változatosan alakuló szaporító testrészét tekintjük át.

◀ *55. ábra.* A komló *(Humulus lupulus)* szerveinek részletes szöveti felépítése: A – fiatal hajtás; B – idősebb hajtás részletrajza: e – epidermisz; sz – szilárdító szövet; kh – keményítő hüvely; vt – váladéktartó; hr – háncsrész; k – kambium; fr – farész; bsz – bélszövet; C – idősebb gyökér részletrajza: p - paraszövet; k - kéregszövet; hr -háncsrész; c – kambium; fr – farész; bs – bélsugár; tr – trachea; trd – tracheida; fs – farost; fp – fa-parenchima; hs – háncsrost; rcs – rostacső; D – fiatal gyökér részletrajza: rh – rhizodermisz; ek – elsődleges kéreg; en – endodermisz; fny – fanyaláb; hny – háncsnyaláb



56. ábra. Az egysejtű növények reproduktív szerveződési típusai: A – baktériumsejt befűződése; B – baktériumok spórás alakja; C_1, C_2, C_3, – *Euglena viridis* cisztaképződése és a négy utódsejt kialakulása; D – a négyostoros *Polytomella* növényben először a sejtmag osztódik, majd ezt követően a plazma is, kétostoros utódsejtek jönnek létre; E – *Chlamydomonas* zöldmoszat kétostoros utódsejtek jönnek létre; E – *Chlamydomonas* zöldmoszat kétostoros egyedei egyesülnek, majd meiotikus osztódás után négy utód alakul ki; F – *Schizosaccharomycetes* sejtegyesülése után, többszöri sejtmagosztódás (meózis) révén 4 vagy 8 utódsejt alakul ki

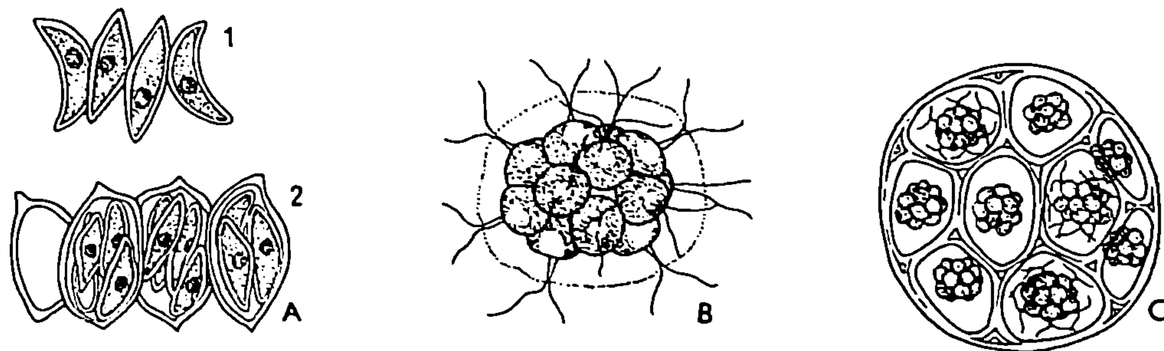
Az egysejtű szervezet esetében egyetlen sejt végzi – a többi életműködés mellett – a szaporodást is. A *baktériumokon* pl. gyakori az, hogy kedvező körülmények között a sejt haránt irányban fokozatosan befűződik, a sejtmagszerű állomány *(nukleoid)* és a többi tartalmi anyag két részre különül, majd válaszfal alakul ki. Ezt követően a befűződés mentén a két rész elválik egymástól: két utód-egyed jön létre (56. ábra, A). Ezzel szemben az *Euglena* egysejtű ostorosmoszaton hosszanti irányban történő kettéosztódást figyelhetünk meg.

Más esetben – kedvezőtlen körülmények között – az egysejtűek betokozódnak, vastag sejtfaluk képződik, és nyugalmi (kitartó) állapot következik be *(baktériumok spórás alakja)*. Kedvező feltételek mellett a sejtfal felszakad és a plazma legömbölyödve, új sejthártyával mint új egyed a szabadba kerül *(sejtmegújulás*, 56 ábra, B). Határozottabb a reproduktív működés, amikor nyugalmi állapotban *(cisztában)* négy utódsejt alakul ki. Ilyen pl. az *Euglena* szaporodásának egyik esete, amikor az egysejtű szervezet ostorát elveszti, teste legömbölyödik, sejtfala megvastagodik. Bizonyos idő eltelte után a plazma és a sejtmag osztódik, és négy sejt jön létre (56. ábra, C).

A négyostoros *Polytomella* egysejtű esetében sejtmag- és sejtosztódás után kétostoros utódok jönnek létre (56. ábra, D).

Az egysejtűek reproduktív működésében is előfordul, hogy a sejtmag osztódásakor egész kromoszómák húzódnak a magorsó pólusaiba, majd ezt követően a kromoszómák hosszukban kettéválnak *(számcsökkentő* sejtmagosztódás, *meiózis)*, és így négy haploid utódsejt, ivartalan szaporítósejt *(meisopóra*, röviden: *spóra)* jön létre. Ez figyelhető meg az élesztőgombák egy részén. Vannak olyan egysejtűek, amelyekben az előbb leírt számcsökkentő sejtmagosztódást további mitotikus osztódások követik, és ennek következtében nyolc sejt keletkezik. Az így létrejött sejteket *polimeiospóráknak* nevezzük *(Chlamydomonas)*. Az anyasejt falának felszakadása után szabaddá váló spórák kikerülnek a környezetbe és egysejtű egyedekként folytatják életüket. A továbbiakban ezekben mitózissal kétostoros gaméták *(mitogaméták)* jönnek létre, amelyek önálló életre csak rövid ideig képesek, s kettesével – ostoraikkal egymásfelé fordulva – összeolvadnak (56. ábra, E). (Részleteiben lásd I. köt. 217 old.)

Vegetatív szaporodási móddal találkozunk az egysejtűek társulásaiban. Mitotikus sejtmagosztódással kétostoros rajzóspórák, mitospórák jönnek létre a cönobium egyes sejtjeiben, majd ostoraikat elveszítve az anyasejten belül új cönobiummá rendeződnek. Amikor

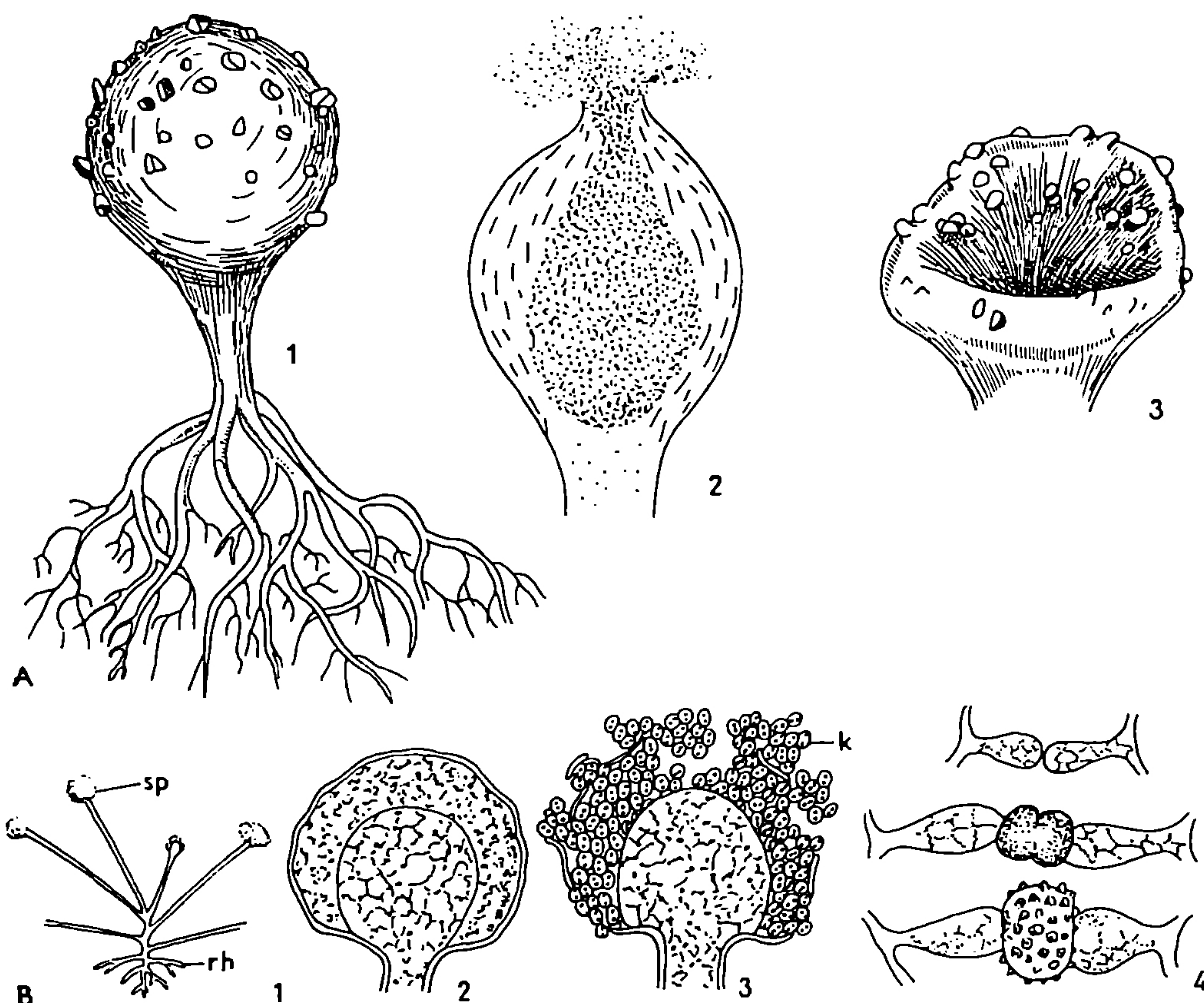


57. ábra. A sejttársulások mindegyik sejtje bizonyos időszakban szaporítószervként működik és utód-sejttársulásokat hoz létre, amelyek az anyasejtek felszakadása után a szabadba kerülve megnövekednek (A – *Scenedesmus;* B – *Pandorina;* C – *Hydrodiction)*

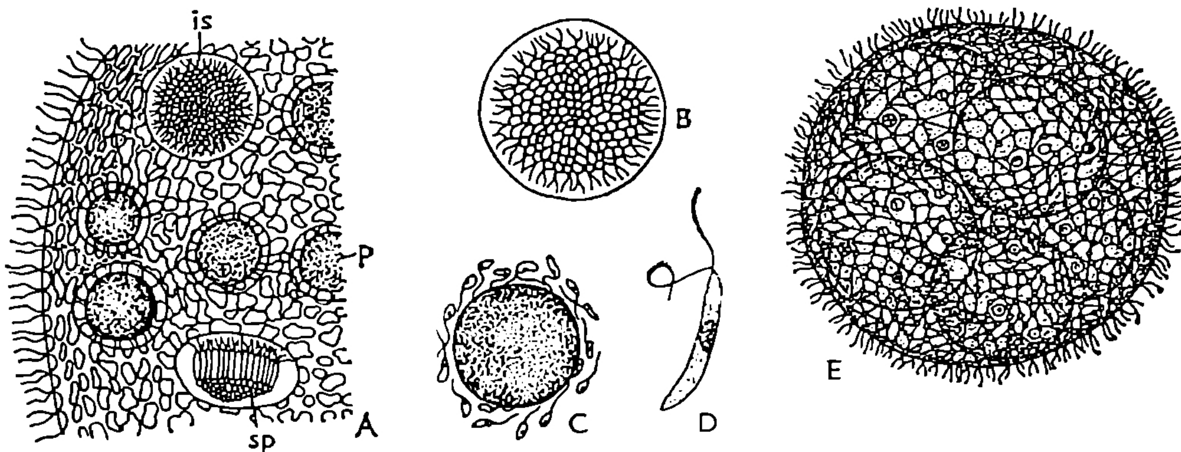
növekedésük folyamán fokozatosan kitöltik a sejt üregét, a sejtfal felszakad, a fiatal sejttársulás a szabadba kerül és önálló életet kezd (*Scenedesmus*, *Pandorina* és *Hydrodiction* sejttársulásai; 57. ábra, A és C).

A magasabb szervezettségű, cönoblasztikus egysejtű szervezetek reproduktív működése lokalizálódik, és pl. a *Botrydium granulatum*nak a fejszerű részében következik be. Itt – felváltva – külön rajzóspórák, és a fejlődés későbbi időszakában gömb alakú ivarszervek, *gametangiumok* jönnek létre. Ezek az anyanövény csúcsi részének felszakadása után kerülnek szabadba. A gametangiumokból csak ezután szabadulnak ki az *ivarsejtek vagy gaméták* (58. ábra, A, 1—3).

Határozottabb reproduktív szervalakulás figyelhető meg az indás penészen (*Rhizopus nigricans*). Itt a nyeles spóratokhoz hasonló, fejecskeszerű képletekben – konidangiumokban – spóraszerű, 3–4 sejtmagú, membránnal határolt energida-csoportok (vegetatív spórák) jönnek létre, amelyek szabadra kerülésük után új egyedekké alakulnak. Az ivaros



58. ábra. Cönoblasztikus jellegü szervezetek: A – 1. gombostűfej moszat (*Botrydium granulatum*) habitusa; 2–3. a rajzóspórák, illetve gametangiumok képződése után a fejszerű rész felszakad, majd behorpad; B – 1. az indáspenész (*Rhizopus nigricans*) konidangiumos (sp) és rhizoidás (rh) részlete; 2–3. a konidangium a 3–4 sejtmagvas konidiumok (k) kialakulása után felszakad; 4. ivaros folyamat, a hím és női ivarjellegű fonalvégek összeolvadása révén



59. ábra. A *Volvox globátor* zöldmoszat ivartalan és ivaros szaporító sejtekkel: is – ivartalan szaporító sejtek; p – petesejt; sp – spermatozaidák; B – az ivartalan szaporodás után létrejött fiatal utód; C – petesejt spermatozoidákkal; D – spermatozoida; E – anyakolónia utódkolónia-kezdeményekkel

testrészük ennél jóval egyszerűbb felépítésű. A hím és női ivarjellegű egyedeinek egyes hifafonalvégek kiszélesednek, kettesével találkoznak és plazmájuk egybeolvad (58. ábra, B, 4).

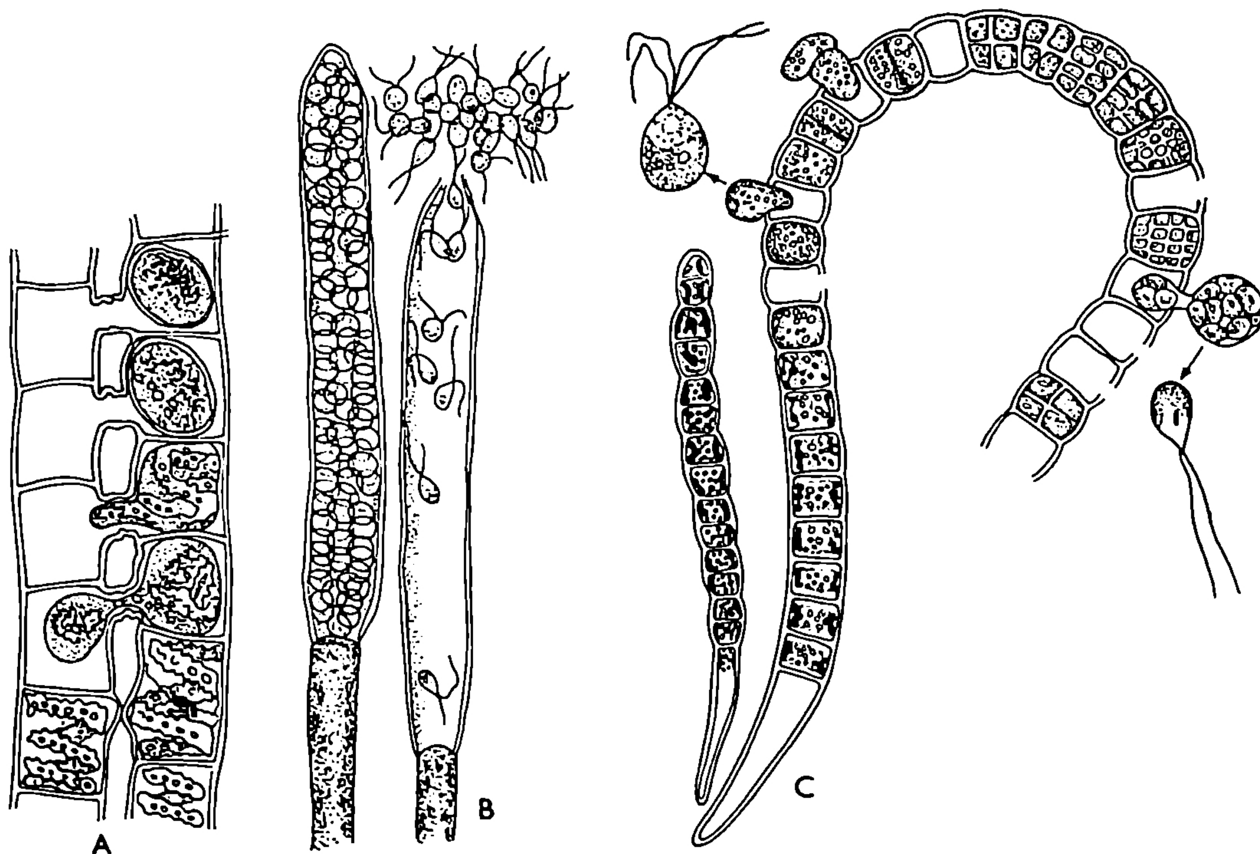
Külön reproduktív szerv alakul ki az egyszerűbb felépítésű *nyálkagombák*on, ahol a sejtfal nélküli, sok-sejtmagvas plazmatömegben kis spóratermő tokok képződnek, amelyekben számcsökkentő (redukciós) osztódással *haploid spórák* jelennek meg.

A sejttársulás és többsejtes szerveződés határán mint átmeneti szerveződési formában, a *Volvox*ban – a sejtek közötti működés-megoszlás révén – egyes sejtek belsejében ivartalan szaporító sejtek alakulnak ki, amelyek az anyaszervezethez hasonlóan rendeződnek, más megnagyobbodó sejtekben pedig ivarsejtek *(petesejt, spermatozoidák)* jönnek létre (59. ábra, C, D). Az egysejtű szervezetekben – a *Volvox* kivételével – általában egyetlen sejt végzi a vegetatív és reproduktív működést is. A *Volvox*on tapasztalható működésmegoszlás fokozódik a többsejtű növényi szervezetekben, és külön reproduktív (ivartalan és ivaros) szervek alakulnak ki.

A TELEPTESTŰEK REPRODUKTÍV SZERVEI

A többsejtű növényi szervezetek legegyszerűbb formáiban, a sejtfonalas szerveződésűekben a sejtek között még nincs elhatárolt működés-megoszlás. A sejtfonalas *Spirogyra* járommoszat reproduktív működése úgy történik, hogy az egymás mellé kerülő – ivarjellegben ellentétes – sejtfonalakon dudorok alakulnak ki, amelyeknek (egymást elérve) érintkező faluk feloldódik, s az egyik sejt plazmája a másik sejtbe átfolyik és így történik meg a megtermékenyülés *(plazmogámia;* 60. ábra, A).

Az *Ulothrix* fonalas zöldmoszat sejtjeiben már – időszakosan egyszer ivartalan, máskor ivaros – szaporító sejtek képződnek (60. ábra, B).



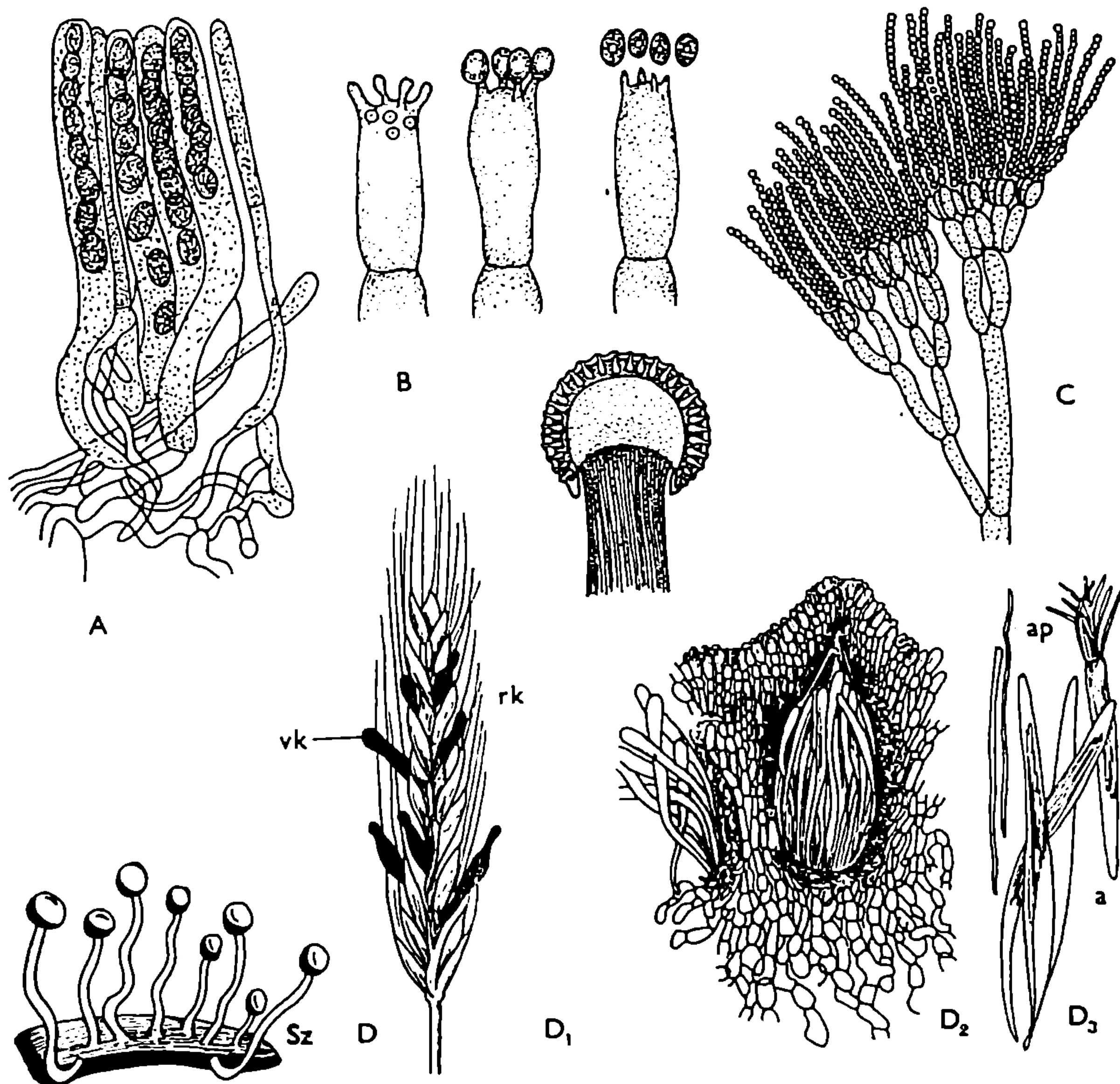
60. ábra. Többsejtű sejtfonalas növények reproduktív szervei: A – a *Spirogyra* járommoszatban még nincsenek ivarsejtek, s az ellentétes ivarjellegű fonalak sejtjeinek plazmája jut egyik sejtből a másikba (plazmogámia); C – *Ulothrix* zöldmoszat sejtjeiben már ivaros és ivartalan szaporító sejtek képződnek; B – a *Cladophora glomerata* sejtfonalainak végsejtei bizonyos időszakban átalakulnak ivaros vagy ivartalan szervvé (egysejtes, unilokuláris szaporító szerv)

EGYSEJTES, UNILOKULÁRIS SZAPORÍTÓ SZERVEK

Már fejlettebbnek tekinthető az a szerveződési forma, mikor a sejtek közötti differenciálódás révén a szaporító működés is egy-egy sejtben, majd sejtcsoportban történik. Így külön szaporító sejtek, illetve szervek differenciálódnak. E működés kezdetben a test csúcsi részére lokalizálódik. A sejtfonal egymetszésű vezérsejtje egy ideig vegetatívan működik és a sejtfonalat gyarapítja, majd ezután megnagyobbodik, s benne redukciós osztódással négyostoros, ivartalan szaporító sejtek *(meiospórák)* képződnek. Így e sejtet speciális differenciálódása és működése révén ivartalan szaporító szervnek, *spóratartó*nak *(sporangium)* nevezhetjük. Más, ún. haploid jellegű sejtfonalak csúcsi sejtjeiben viszont számtartó sejtmagosztódással kétostoros ivarsejtek *(gaméták)* alakulnak ki. Itt a csúcsi sejt ivarszervként, *gametangium*ként fogható fel. A csúcsi vezérsejtnek szaporodásra módosult formáját figyelhetjük meg a nálunk is jólismert fonalas zöldmoszaton, régi nevén békanyálon *(Cladophora* fajok, 44. ábra, B). Ezeket az ivartalan és ivaros szaporító szerveket egyetlen sejt építi fel, így *egysejtes, unilokuláris szaporító szerveknek* hívjuk őket (60. ábra, B).

Amint láttuk, a *Cladophora* csúcsi sejtjei kettős (vegetatív és reproduktív) működést végeznek. Ezen a vonalon további specializálódásként a csúcsi sejtek közül egyesek

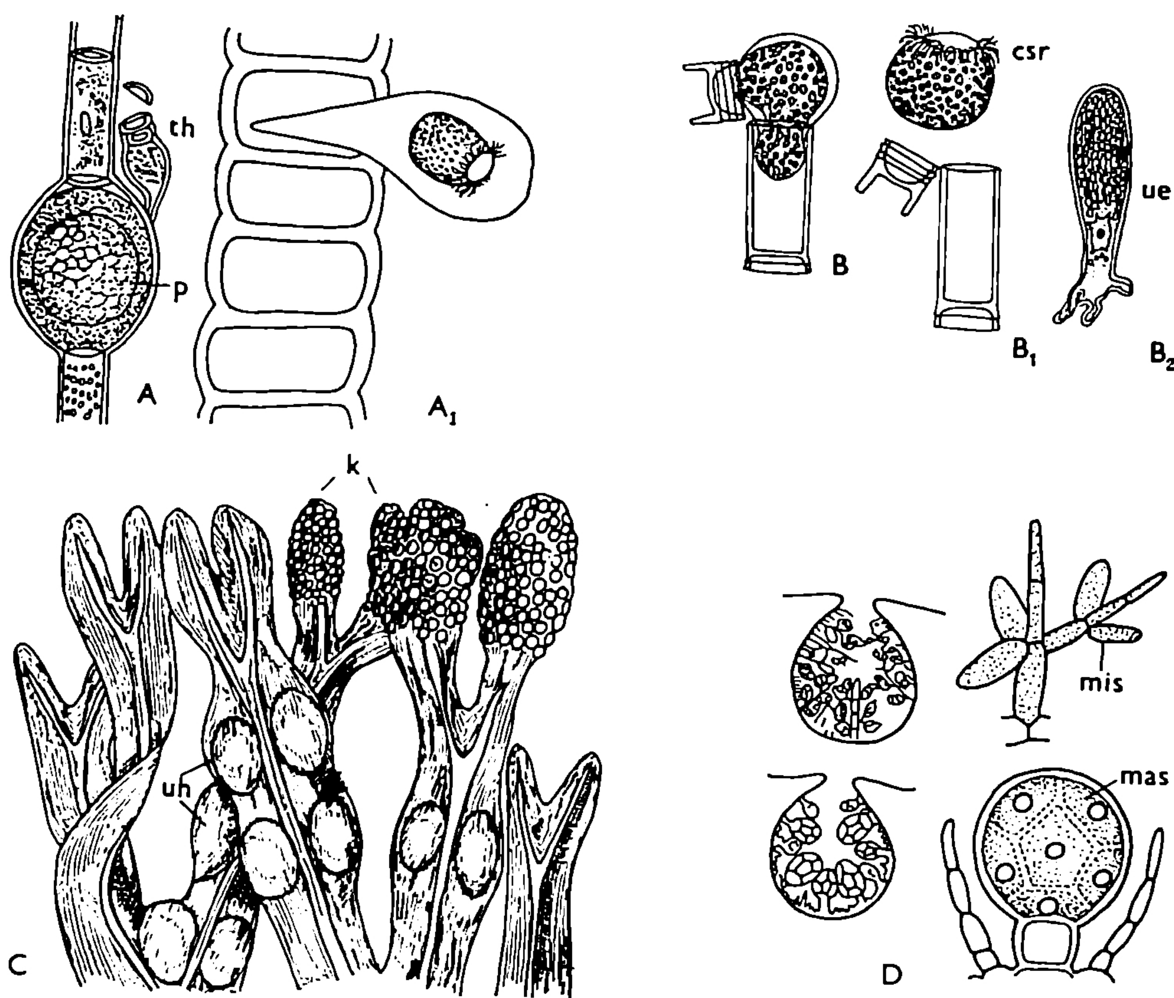
csak szaporító működést végeznek és így szaporító sejteket hoznak létre. Egysejtes ivartalan szaporító szervek, sporangiumok alakulnak ki pl. a *tömlősgombákon*. A jellemző alakú tömlőben *(aszkusz)* számcsökkentő, majd ezt követő számtartó magosztódások révén 8 spóra *(aszkospóra)* fejlődik. Míg az aszkospórák az aszkusz felrepedése után kerülnek ki a szabadba, addig a *bazidiumos gombákon* az ivartalan szaporító szervek *(bazidium)* kitüremkedéseiből jön létre 4 *bazidiospóra.* Majd a fonalvégeken legyezőszerű elrendeződésben több sejtmagvú konidiumláncok fűződnek le pl. a *Penicillium* és *Aspergillus* fajokon. Az egysejtű sporangiumok csoportosan és besüllyedt állapotban képződnek



61. ábra. A – a tömlősgombák szaporító szerve (tömlőaszkusz) csak reproduktív működést végez: 8 tömlősejtet, aszkospórát hoz létre; B – a bazidiumos gombák bazidiumán 4 bazidiospóra fűződik le; C – *Aspergillus* fajok gyöngyfüzérbe rendeződött, több sejtmagvú konidiumai; D, D_1, D_2, D_3 – az egysejtű sporangiumok besüllyedten (védetten) alakulnak ki az anyarozson *(Claviceps purpurea);* rk – rozskalász; vk – varjúköröm; sz – sztróma; a – tömlő (aszkusz); ap – aszkospóra

az *anyarozs (Claviceps purpurea)* testében. A rozs fertőzött magházából alakult varjúkörmön *(szklerócium)* tavasszal nyeles, fejecske alakú *sztrómák* jelennek meg, amelyeknek a mélyedéseiben több aszkusz képződik, fonal alakú aszkospórákkal (61. ábra).

Bizonyos fokú védelem nyilvánul meg abban a szerveződési formában, amikor az egysejtű ivarszervek nem a test csúcsán, hanem a középső részén jönnek létre. Ezt láthatjuk a *Saprolegnia* gomba és a *Vaucheria* zöldmoszat női ivarszervein *(archegónium)* és hím ivarszervein *(antheridium)*. Jellemző, hogy az ivartalan szaporító szervek ezeken a növényeken még csúcsi helyzetűek. A továbbiakban már nemcsak az archegóniumok és antheridiumok, hanem a sporangiumok is a test középső szakaszán jönnek létre *(Oedogonium* zöldmoszat). A sporangiumban itt egyetlen csillangókoszorús rajzóspóra keletkezik, az antheridiális sejtekben pedig egy csillangókoszorús *androspóra* alakul ki. Az archegoniális sejt (oogonium, petespóra) jelentős mértékben, gömbszerűen megduzzad és benne egyet-



62. ábra. Az egysejtű unilokuláris szaporító szervek a test középső részén, majd besüllyedten jelennek meg. A – *Oedogonium* zöldmoszat: p – petesejt; th – törpehím; A_1 – androspóra, amelyből a törpehím fejlődik; B, B_1, B_2 – az ivartalan szaporító szerv a növény csúcsán alakul ki: csr – csillókoszorús rajzóspóra; ue – új, fiatal növény; C – *Fucus vesiculosus* telepészlete: k – konceptákulumos részlet; uh – úszóhólyagok; k – konceptákulumok. A bemélyedő konceptákulumok közül egyesekben unilokuláris mikrosporangiumok *(mis)*, másokban makrosporangiumok *(mas)* vannak

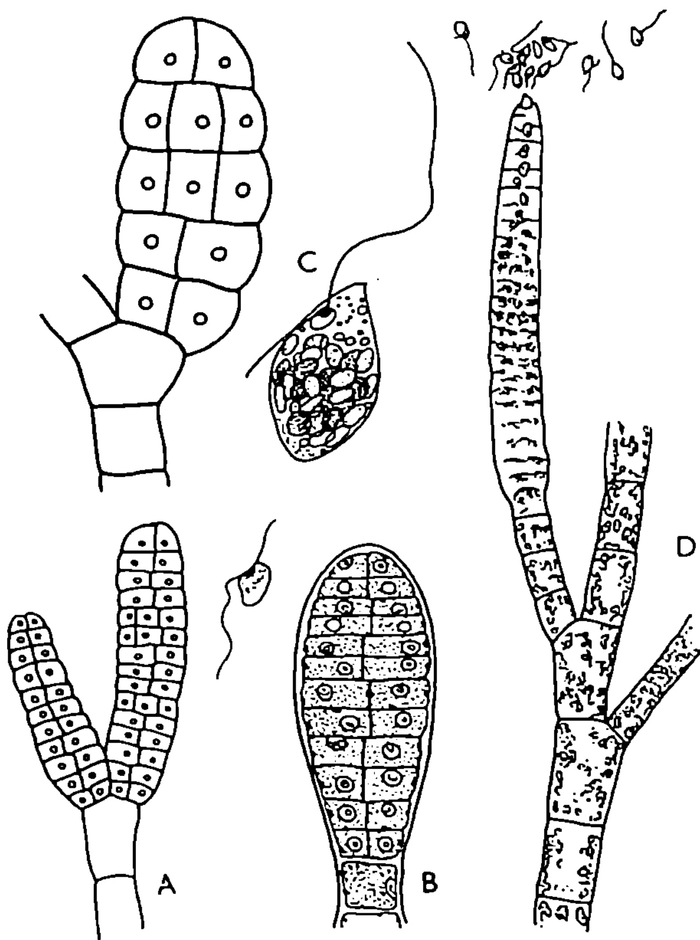
len mozdulatlan *petesejt* van. A kiszabaduló androspóra megtapad az archegoniális sejten, és 2–3 sejtes törpehímmé fejlődik. Ebben 2–3 hímivarsejt jön létre, amelyek közül az egyik behatol az oogónium falán keletkezett nyíláson és így történik meg a megtermékenyülés.

A szaporító szervek a következő fejlődési fokon már csoportosan jelennek meg. A sporangiumoknak ilyen csoportos kialakulása figyelhető meg a *Dictyota dichotoma* testén. Az unilokuláris sporangiumok a felületen rendeződnek, és bennük redukciós osztódással 4–4 *homospóra* alakul ki, amelyek közül kettőből hím ivarú előtelep, kettőből pedig női ivarú előtelep (hím és női gametofiton) fejlődik. Ezeken az uní-, ill. plurilokuláris gametangiumok is csoportokat alkotnak.

A nagyobb védettségű szaporító szervek a vegetatív test belsejébe, szöveteibe süllyedve képződnek. Ezt figyelhetjük meg a *Fucus* barnamoszat unilokuláris ivartalan szaporító szervei esetében. A *Fucus* elágazó telepének középső részén úszóhólyagok, a végeken hengeres konceptákulumok jelennek meg, eltérő alakú és méretű sporangiumokkal (62. ábra). A konceptákulumok közül egyesekben tojásdad alakú *mikrosporangiumok (mikrospórákkal)* másokban nyeles, gömb alakú *makrosporangiumok (makrospórák*kal) alakulnak ki. Az ivartalan szaporító szervekben képződött heteromeiosporák további (mitotikus) osztódásával ivaros szaporító sejtek jönnek létre. A hím ivarú spermatozoidák először a konceptákulumokba, majd onnan a tengervízbe jutnak, és ott termékenyítik meg a petesejteket.

TÖBBSEJTES, PLURILOKULÁRIS SZAPORÍTÓ SZERVEK

A szaporító szervek a fejlődés következő szintjén többsejtűekké válnak. A *többsejtű, plurilokuláris szaporító szervek* általában tojásdad alakúak és több egymás melletti sejtsor építi fel őket. A szaporító szervet alkotó sejtek önállóan, de azonos módon működnek, így mindegyikben szaporító sejtek jönnek létre. Ilyen plurilokuláris antheridiumok és archegóniumok alakulnak ki a *Cutleria* nevű barnamoszaton. A sporangiumai viszont unilokulárisak és az ivartalan jellegű *Aglaozónia* nemzedéken találhatók. Többsejtű, plurilokuláris sporangium kialakulása tapasztalható az édesvízeinkben élő, egyszerű felépítésű *Ectocarpus* és *Sphacellaria* barnamoszaton is. (63. ábra).



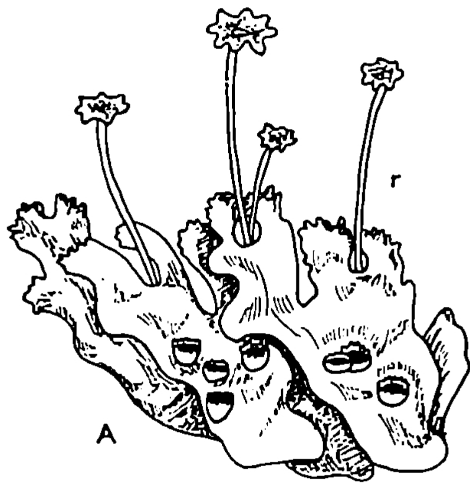
63. ábra. Többsejtes (plurilokuláris) szaporítószervek, amelyek kezdetben általában a növényi test csúcsi részein jelennek meg: A, B – *Cutleria* barnamoszat antheridiuma és archegóniuma; C – *Ectocarpus* többsejtű sporangiuma; D – *Sphacellaria* felnyíló, többsejtes sporangiuma

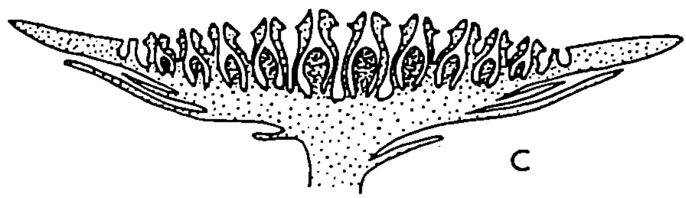
A szaporító, reproduktív szervek továbbszerveződésének tekinthetjük a többsejtű szaporító szervnek azt a tagolódását, hogy belső sejtjei a szaporodást szolgálják, míg a külső, vegetatív működésű sejtek burokként fogják körül, védik a belső részeket. Ilyen szövetes felépítésű reproduktív szervei vannak a vízeinkben is élő *Chara*- – csillárka- – féléknek. Az örvösen elágazó növény oldaltengelyei alatt megjelenő antheridiumokat varratszerűen egymásba illeszkedő 8 vegetatív sejt borítja. Ezen a burkon belül mintegy 3–4000 spermatozoida alakul ki. Ugyanezen egyed elágazásai felett fejlődnek ki az archegóniumok. A nyeles archegóniumok belsejét több sejt alkotja, amelyek között egyetlen petesejt található. E sejteket kívülről csavaros alakú köpenysejtek rétege veszi körül.

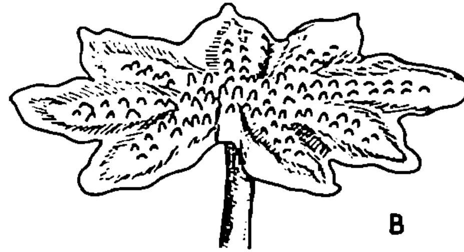
A szaporító szervek igen jellegzetes kialakulásúak a májmohákon (64. ábra). A villásan elágazó lemezes teleptestből néhány cm-es hengeres nyelek nyúlnak ki, amelyek csillag alakú ernyőben végződnek. Ezeket ivarszerv tartóknak, *receptákulum*oknak nevezzük. A receptákulumok közül egyesek felső oldalán, bemélyedten *antheridium*ok, más receptákulumok alsó oldalán pedig *archegónium*ok helyezkednek el. Az antheridiumok hengeres alakúak és rövid nyéllel kapcsolódnak a receptákulum szövetéhez. Kialakulásuk úgy történik, hogy a receptákulum bemélyedésében a felületi szövet egyik sejtje a felülettel párhuzamos fallal osztódik, majd ezután a kiemelkedő sejt többszörös osztódás révén nyélszerű és fejszerű részre különül. Kezdetben ez a feji rész homogén sejtekből épül fel. A differenciálódás folyamán a kerületi sejtekből egy-sejtsor vastagságú védőburok lesz, a belső sejtek pedig spermatogén szövetté alakulnak. Ezekből spermatozoida anyasejtek, majd további mitotikus osztódással *hím ivarsejtek*, *spermatozoidák* képződnek. Az archegóniumokat szintén egy-sejtsoros sterilis szövet borítja, amelyen belül a kiszélesedő hasi részben egyetlen petesejt és hasi csatornasejt, az elvékonyodó nyaki részben pedig több nyaki csatornasejt foglal helyet. A megtermékenyített petesejtből kialakuló ivartalan nemzedéket rövidnyelű *sporangium* képviseli; ennek kezdeti szerveződése egy ideig a tovább gyarapodó archegónium belsejében történik. Az antheridiumhoz és archegóniumhoz hasonlóan ezt is egy-sejtsoros védőburok veszi körül, amelyen belül archespórium szövet található, amelyből spóraanyasejtek, majd redukciós osztódással *meiospórák* jönnek létre.

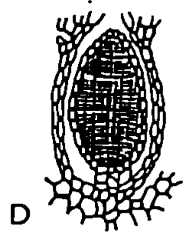
A sporangium az előzőkhöz képest mind külsőleg, mind belső szerkezetében jelentősebb szerveződést ér el a lombosmohákon. Kezdeti szerveződése védetten, az archegónium falán belül indul meg. Ekkorra már a hasi és nyaki csatornasejtek dezorganizálódnak. Az archegónium egy ideig tovább növekszik a fiatal sporangiummal, amely fokozatosan nyélszerű részre *(széta)* és fejszerű végre, spóratokra *(kapszula)* tagolódik. Az alsó urnarészbe a spóratartó nyél mint oszlop *(kolumella)* nyúlik be. Felülről kupakszerű fedő *(operkulum)* borítja. Az urnát és az operkulumot fogazott felület *(perisztómium)* kapcsolja egymáshoz. Az archegónium felső része gyakran mint süveg *(kaliptra)* egy ideig borítja

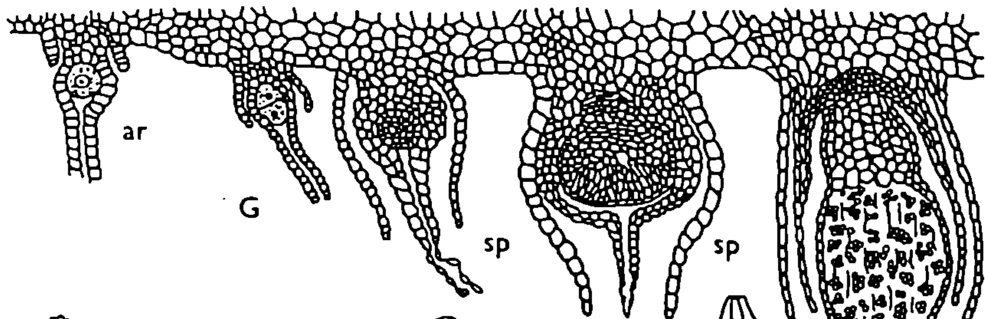
64. ábra. Többsejtes szaporító szervek, amelyek besüllyedten, védetten alakulnak ki: A – csillagos májmoha *(Marchantia polymorpha)* teleprészlete, a hím ivarszerveket magában foglaló receptákulumokkal (r); B – receptákulum csillag alakú feji része felülnézetben; C – oldalnézetben, bemélyedésekben plurilokuláris antheridium; D – nyeles antheridium; E – női ivarszerveket tartó, receptákulumos teleprészlet; F – receptákulum felülnézetben és G – oldalnézetben, archegóniummal (ar), és fejlődő, soksejtes sporangiumokkal (sp); H – sporangium felszakadása; I – hímnős lombosmoha csúcsi része, többsejtes antheridiumokkal (ant) és archegóniumokkal (arg); J – antheridium felnagyítva; az egy-sejtrétegű falon belül spermatozoida képződés; K – archegónium petesejttel (p), hasi csatornasejttel (hs), és több nyaki csatornasejttel (nys); L – szövetes sporangium hosszmetszet: t – talpi rész; ny – nyél; st – spóratok; k – kolumella ▶

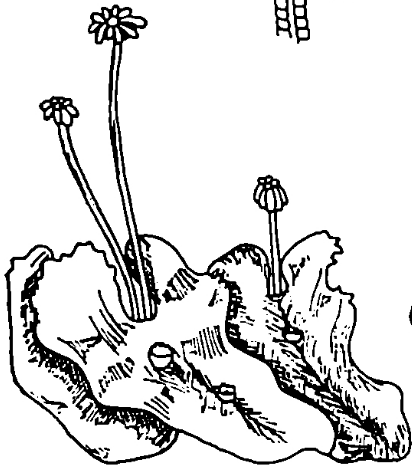

r
A

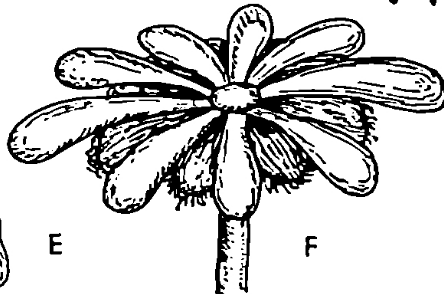

C

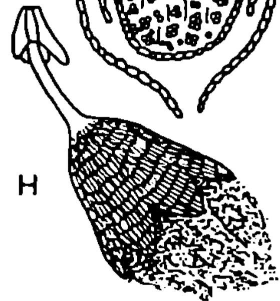

B

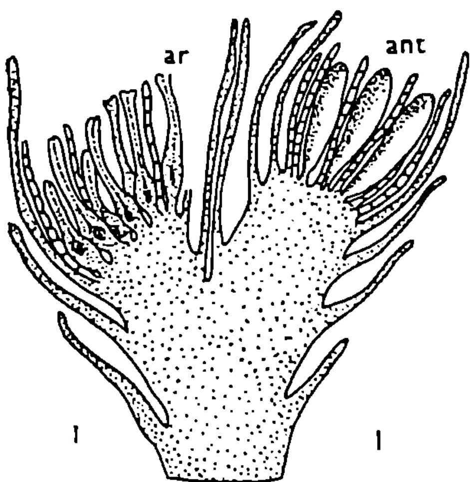

D

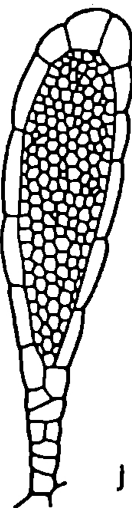

ar
G
sp
sp

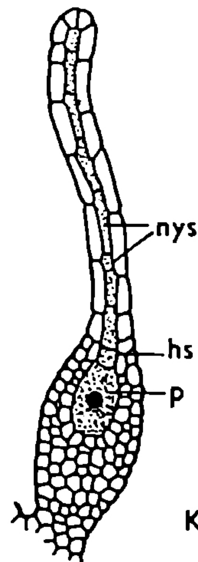

E

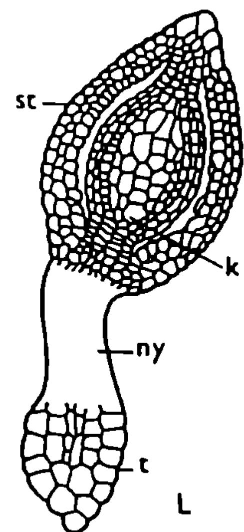

F


H


ar
ant
I
I


J


nys
hs
p
K


st
k
ny
t
L

és védi a fiatal sporangiumot. Az urna belsejében – a kolumella körül – spóraképző szövet különül ki, amelyből redukciós osztódással–hímnős mohák esetében alakilag és élettanilag megegyező–izospórák képződnek. A sporangium külső burokrétege *(amphithecium)* és a spóraképző szövet között 1–2 sejtsoros belső spórafal *(endothecium)* helyezkedik el.

A HAJTÁSOS NÖVÉNYEK REPRODUKTÍV SZERVEI

A hajtásos növények körében egyszerű felépítésű és magasabb szervezettségű reproduktív szervek váltogatják egymást. Általános szabályként mondhatjuk ki, hogy az ivartalan szaporító szervek differenciáltsága fokozódik, viszont az ivarszervek egyre inkább egyszerűsödnek, redukálódnak.

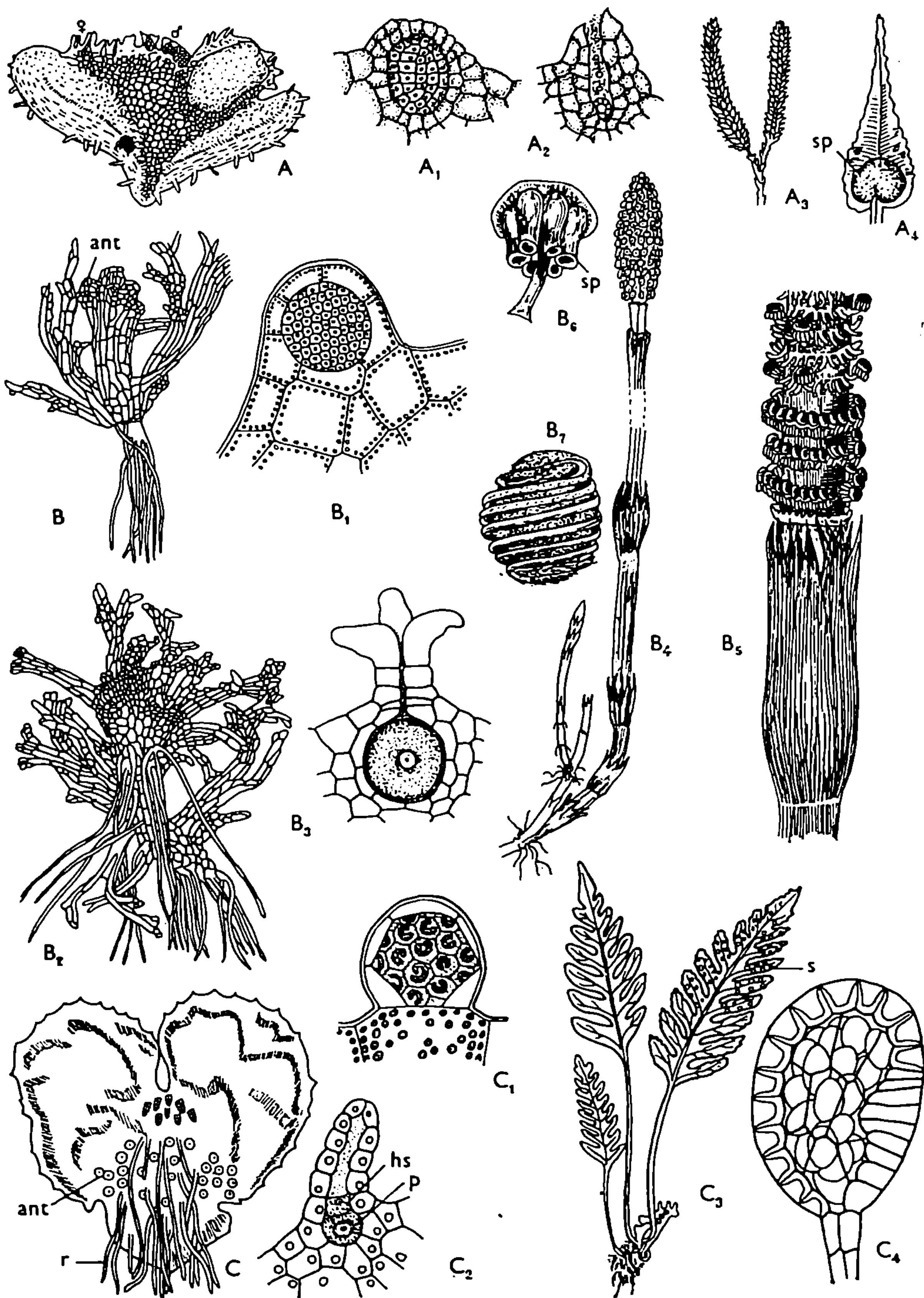
A hajtásos növények legegyszerűbb szerveződési formáinak, az őscserjéknek a szaporító szervei is már többsejtesek voltak. Kialakulási helyüket illetően a *Cladophorá*ra és a mohákra jellemző sajátságokat mutatják. A villás elágazások végén hengeres sporangiumok jöttek létre, amint ez a fennmaradt leleteken és a néhány élő fajon megfigyelhető (51. ábra, A).

A fejlődés útja a továbbiakban itt is a szaporító szervek védett körülmények között való kialakulásához vezetett. Ezek a vegetatív test alsó oldalán, elágazásaiban vagy magába a vegetatív testbe mélyedve differenciálódnak ki (65. ábra). Ilyen vonatkozásban védettséget jelent, amikor az ivarszervek (archegóniumok és antheridiumok) a szív alakú lemezes előtelep *(prothallium)* ventrális, tehát alsó oldalán képződnek (páfrányok 65. ábra, C). A megvastagodó ivarpárnából alakulnak és emelkednek ki a gömb alakú antheridiumok és az oldalra hajló hengeres archegóniumok. Az antheridiumokat három, övszerű buroksejt veszi körül, amelyeken belül mitotikus osztódással sokcsillangós spermatozoidák jönnek létre. Az archegónium egy-sejtrétegű burkán belül petesejt, hasi csatornasejt és több nyaki csatornasejt van. Az ivarsejtek (spermatozoidák és petesejt) nemcsak élettanilag, hanem alakban, ill. méretben is különböznek egymástól, ezért ezeket *anizogamétáknak* vagy *heterogamétáknak* nevezzük.

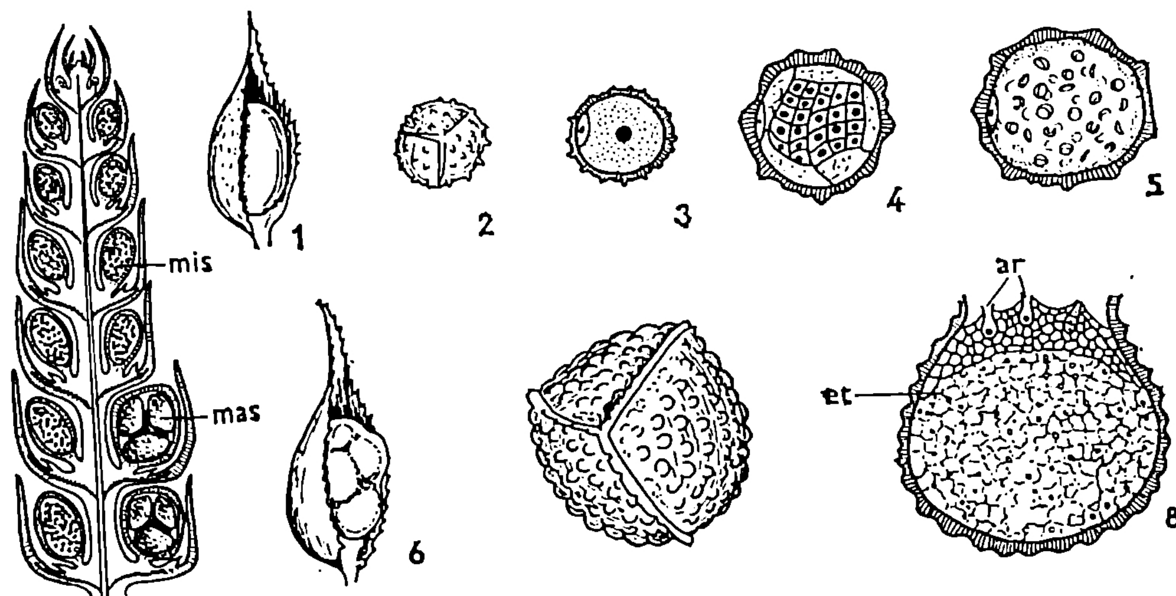
Fokozódik az ivarszervek védelme azzal, hogy a vegetatív testbe süllyedve jönnek létre. A korpafüveken az archegóniumok és antheridiumok a gametofiton (előtelep) felületébe, a vegetatív szövetbe mélyednek bele. Ilyen körülmények között külön burokréteg nem (antheridiumokon), vagy csak bizonyos részen (az archegóniumok csúcsi részén) alakul ki. Hasonlóan, tehát besüllyedt formában jelennek meg az ivarszervek a zsurlókon – az előbbiekhez képest azzal az eltéréssel, hogy külön vegetatív testen alakulnak ki az archegóniumok, illetve az antheridiumok.

Az *ivartalan szaporító szervekre*, a sporangiumokra jellemző, hogy uralkodóan csoportosan képződnek. Egyszerűbb formának tekintjük, ha a vegetatív funkciót – az asszimilációs munkát – végző zöld levél fonáki részén jönnek létre a sporangium-csoportok (szó-

65. ábra. A – a kapcsos korpafű *(Lycopodium clavatum)* előtelepe archegóniumokkal és antheridiumokkal: A_1 – antheridium; A_2 – archegónium; A_3 – spóratermő levélfüzér, A_4 – egyetlen spóratermő levél sporangiummal (sp); B – *Equisetum arvense* (mezei zsurló) hím ivarú előtelepe antheridiumokkal (ant); B_1 – antheridium; B_2 – női jellegű előtelep; B_3 – archegónium; B_4 – fertilis hajtás, csúcsán sporofillum-füzérrel; B_5 – sporofillumfüzér felnagyítva; B_6 – sprofillum felnagyítva, sporangiumokkal (sp); B_7 – spóra; C – *Polypodium vulgare* szív alakú előtelepe, hasi oldalán – felül – archegóniumokkal, alul a rhizoidák (r) között antheridiumokkal (ant); C_1 – antheridium; C_2 – archegónium, petesejttel (p) és hasi csatornasejttel (hs); C_3 – teljes sporofiton növény, leveleinek fonákán szóruszokkal, sporangium-csoportokkal (s); C_4 – nyeles sporangium felnagyítva ▶



♀
♂
A
A1
A2
A3
sp
A4
ant
B
B1
B6
sp
B7
B4
B5
B2
B3
C1
s
hs
P
ant
r
C
C2
C3
C4



66. ábra. A kapcsos korpafű *(Lycopodium clavatum)* sporofillum-füzére, alul makrosporangiumokkal *(mas)* és mikrosporangiumokkal *(mis)*: 1 – mikrosporangium, mikrosporofillummal; 2 – mikrospóra; 3 – mikrospóra első osztódása, 4–5 – mikrospóra falán belül jönnek létre a spermatozoidák; 6 makrosporofillum makrosporangiummal; 7 – makrospóra; 8 – makrospóra falán belül kialakult előtelep (et), archegóniumokkal (ar)

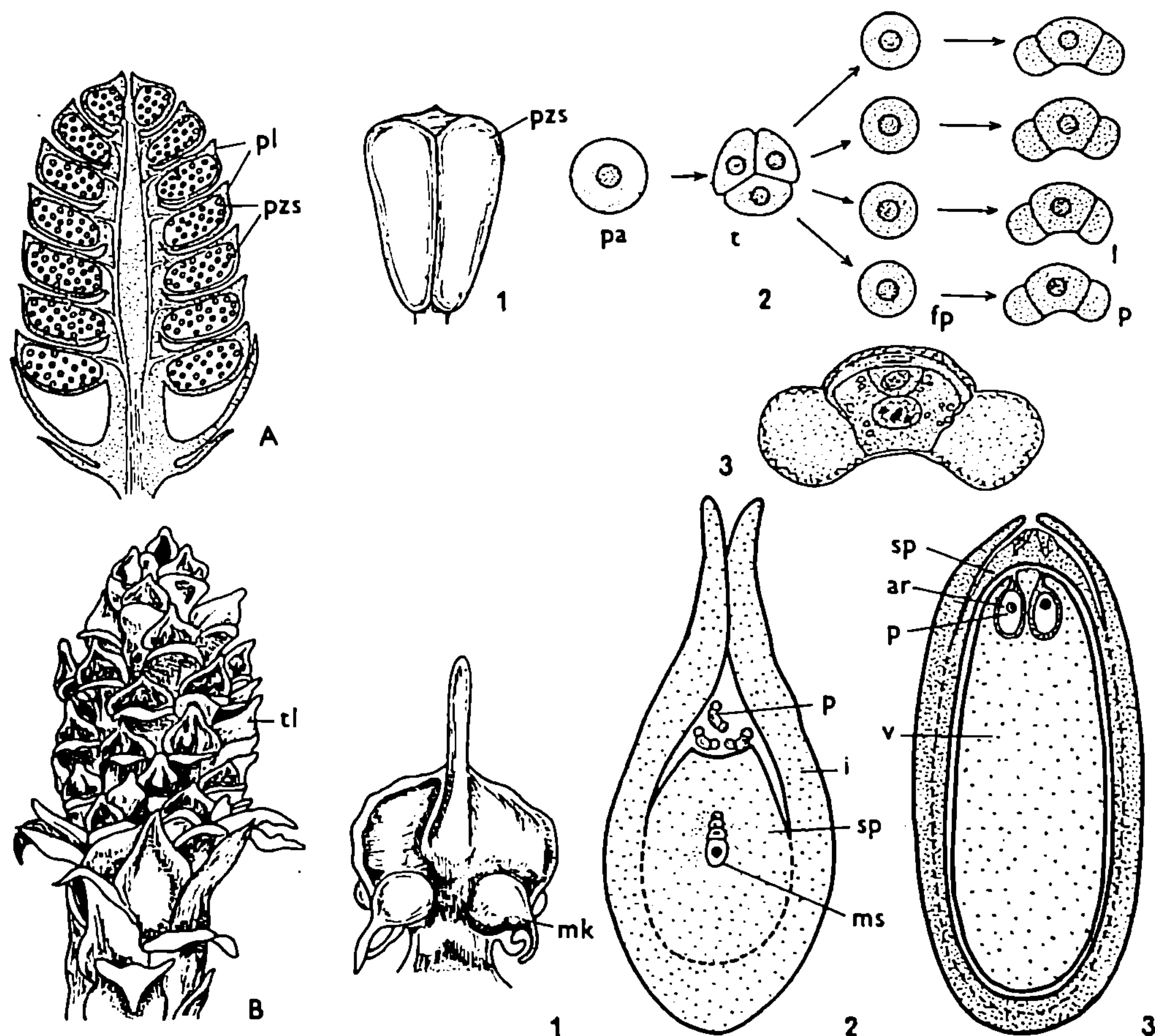
ruszok). Az ilyen kétféle működésű (asszimiláló és szaporító) levelet *trofosporofillum*nak nevezzük. Az ilyen levél alsó oldaláról először homogén szövetdudor alakul ki (receptákulum), majd ennek felületén jönnek létre – fokozatosan fejlődve – a rövid nyélre és fejre tagolódó spóratokok: sporangiumok. A sporangiumokat általában egy-sejtsoros szövet borítja. Néhány egymás melletti sejt *U* alakúan erősen megvastagszik és gyakran tarajszerű sejtsort alkot, amely a sporangium felszakadását segíti elő. A vese alakú spórák alakilag és élettanilag megegyező ún. *izospórák.* Egyes páfrányok sporangium-csoportjait egysejtsoros fátyol *(induzium)* fedi.

Másik sporangium-fejlődési forma az, amikor a vegetatív levelektől függetlenül a sporangiumok külön spóratermő leveleken *(sporofillum)* alakulnak ki. A sok spóratermelő levél nem egyenként, hanem csoportosan, közös tengelyről ered és így *sporofillum-füzért* alkot. A korpafüvek egy sporofillumán egy sporangium alakul ki. A sporangiumokat szintén egy-sejtsoros vegetatív szövet borítja, amelyen belül redukciós osztódással tetraéder alakú izospórák fejlődnek. Ezzel szemben a zsurlóféléken csoportosan jelennek meg a sporangiumok a sporofillumokon. Ezek pajzs alakú spóratermő leveleinek belső oldaláról 6–10, zsák alakú sporangium ered. A felületi sejtsor alatt levő sporogén szövetből – meiotikus osztódással – meiospórák alakulnak ki. Ezeket az alakilag megegyező, de élettanilag különböző, hím és női ivarjellegre determinált spórákat *homospórák*nak hívjuk.

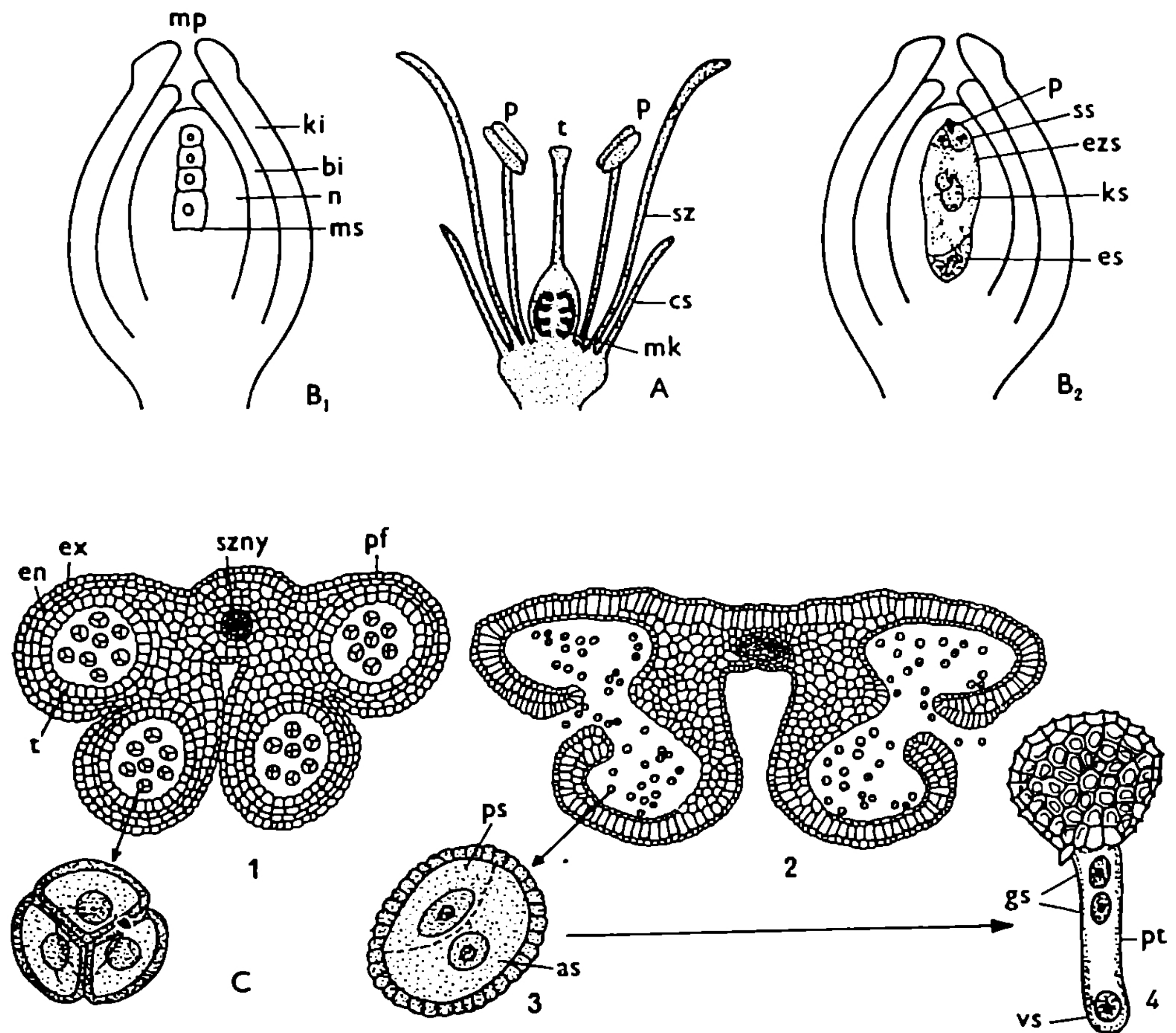
A sporangiumok további differenciálódásának az az útja, hogy *egyes növényeken kisebb mikrosporangiumok és nagyobb méretű makrosporangiumok jönnek létre.* Ezt figyelhetjük meg a csipkeharaszt *(Selaginella*-féléken, 66. ábra), ahol a sporofillum-füzér alsó részén makrosporangiumok, felső részén mikrosporangiumok képződnek. A mikrosporangiumokban nagy számban kisméretű, hím ivarjellegre determinált mikrospórák, a nagyobb makrosporangiumokban pedig négy női jellegre determinált makrospóra keletkezik, redukciós osztódással. Az ilyen alakilag és élettanilag is különböző ivartalan szaporító

sejteket *heterospórák*nak vagy *heteromeiospórák*nak nevezzük (bővebben lásd I. köt. 249 old.). Eddig külön vegetatív testen jöttek létre az ivartalan és ivaros szaporító szervek. A sporangiumok az ivartalan életszakaszú testen *(sporofiton nemzedéken)*, a páfrányok, korpafüvek, zsurlók jólismert hajtásain jelentek meg. Az ivarszervek az ivaros életszakaszú testen *(gametofiton nemzedéken)* alakultak ki a kisebb méretű előtelepeken.

A csipkeharasztfélék *(Selaginella)* ivaros életszakaszú teste tovább redukálódik, sőt a kis előtelep a sporangiumból kihullt makrospóra falán belül fejlődik ki. Ez úgy történik, hogy a makrospóra sejtmagja többszörösen mitotikusan osztódik, és ezután alakulnak ki a sejtfalak (soksejt-keletkezés). Ilyen módon soksejtes előtelep szerveződik a makrospóra falán



67. ábra. A – az erdei fenyő *(Pinus silvestris)* porzós virága, porzólevelekkel (pl, alulsó részükön pollenzsákkal (pzs): 1. porzólevél 2 pollenzsákkal; 2. (mikrospóra) és pollenszem fejlődés; pa – spóraanyasejt; t – spóratetrád meiotikus sejtmagosztódás után; fp – fejlődő pollenszemek; p – kifejlett pollenszemek, röpítő jellegű két légzsákkal (l); 3. pollenszem további fejlődése: osztódások révén négysejtűvé válik; B – termőleveles virág, (tl): 1. termőlevél két magkezdeménnyel (mk); 2. magkezdemény felnagyítva; i – integumentum; sp – makrosporangium; ms – makrospórák: p – pollenszemek; 3. magkezdemény, két archegóniummal (ar); petesejttel (p), vegetatív szövettel (v) és makrosporangiummal (sp)



68. ábra. A – zárvatermő virág porzókkal (p) és termővel (t): sz – sziromlevelek; cs – csészelevelek; mk – magkezdemény; B_1 – fejlődő magkezdemény: ki – külső integumentum; bi – belső integumentum; n – nucellusz; ms – makrospórák; mp – mikropile; B_2 – magkezdemény kifejlett állapotban; ezs – embriózsák; p – petesejt; ks – központi sejtek; ss – segítősejtek; es – ellenlábas sejtek; C– fejlődő portok, spóratetrádokkal, meiózis után: pf – portokfél; ex – egzothecium (bőrszövet); en – endothecium; t – tapétum (táplálószövet); szny – szállítónyaláb: 1. a tetrád négy mikróspórából áll és egy spóraanyasejtből jött létre, számcsökkentő osztódással; 2. felnyílt portok, a pollenszemekkel; 3. a pollenszemen belüli első osztódás; ps – prothalliális sejt; as – antheridiális sejt; 4. pollenszem tömlőhajtása pt; vs – vegetatív sejt; gs – generatív sejtek

belül, amely végül is felreped, s az előtelepben további sejtosztódások révén néhány archegónium és rhizoida-fonal fejlődik (66. ábra). Az archegóniumok az előtelep szövetébe mélyednek, és csak nyaki részük tekint szabadon a külvilág felé. Ugyanennek a növénynek a spermatozoidái is a mikrospóra falán belül fejlődnek ki. A továbbiakban azt tapasztaljuk, hogy pl. a *Cycas*-félék makrospórái sem hullanak ki a makrosporangiumból, hanem a bennük fejlődő női ivarszervekkel együtt rajta maradnak az anyanövényen, az ivartalan életszakaszú testen. Úgy is mondhatnánk, hogy itt *az ivartalan szaporító szervek és az ivarszervek egy morfológiai egységet alkotnak.* Ettől kezdve az egyre redukáltabb, néhány sejtre korlátozódó hím és női „ivarszervek" a fejlettebb szerveződésű ivartalan szaporító szerveken belül alakulnak ki.

Ilyen szerveződési körülmények miatt a továbbiakban a mikrosporofillumokat *porzólevelek*nek, a makrosporofillumokat *termőlevelek*nek hívjuk (67. ábra). A fenyőféléken a a porzólevelek külön hajtásba csoportosulnak, és mindegyiknek az alsó részén két hengeres sporangium fejlődik ki, amelyeket *pollenzacskók*nak – *lokulamentumok*nak – nevezünk. A redukciós osztódással létrejött mikrospórák falán belül – mitotikus osztódással – négy sejtből álló, hím ivarú „test" alakul ki. Ezek közül az egyik az ún. *antheridiális sejt*, amelyből két spermatozoida képződik. A termőleveleken pedig burokréteggel (integumentummal) körülvett két makrosporangium *(magkezdemény)* keletkezik. Az *integumentumon* belül a magkezdemény testében néhány makrospóra differenciálódik ki. Csak egy makrospóra fejlődik egyrészt soksejtű női előteleppé, két archegóniummal. Itt még csökevényesen megtalálható az archegónium nyaki része. A hasi részben egy hasi csatornasejt és egy nagyobb petesejt alakul ki.

A továbbfejlődés jele, hogy a spóratermő levelek közül a termelőlevelek a szélükkel összenőnek és így zárt képződmény, *termő* alakul ki, amely *a zárvatermőket jellemzi.* Ez a szerveződési forma az ivartalan és ivaros szaporító sejteknek fokozottabb védelmet biztosít (68. ábra).

A porzók nyélszerű részre és portokra különülnek; az utóbbi két portok-félből áll és ezeket ún. csatló tartja össze. A portok külső sejtsora után vastagodott sejtfalú réteg következik, majd tapétum-szövet, legbelül pedig sporogén szövet alakul ki. A redukciós osztódással képződött egysejtmagvú, haploid mikrospórák a portokban maradva tovább szerveződnek nagyon redukált, két vagy három sejtből álló hím gametofitonná (pollenszemmé).

A termőben egy vagy több makrosporangium, magkezdemény képződik. A magkezdemény egy- vagy kétrétegű integumentumán belül általában négy makrospóra alakul ki, amelyek közül többnyire egy fejlődik tovább és mitotikus osztódással legtöbbször nyolcsejtes *embriózsák* (női gametofiton) jön létre (bővebben lásd I. köt. 189–190. old.).

A HAJTÁSOS NÖVÉNYEK VEGETATÍV SZERVEINEK KIALAKULÁSA ÉS MŰKÖDÉSE

A Földünket jelenleg benépesítő növényvilág uralkodó növényei ún. hajtásos *(Cormophyta)* növények, vagyis gyökérre, szárra, levelekre – tehát valódi szervekre – tagolódnak. A hajtásos növényeknek ezek a vegetatív (önfenntartó) szervei a megtermékenyített petesejtből *(zigóta)* jönnek létre, tehát a diploid *(sporofiton)* nemzedéket képviselik.

A hajtásos növények megjelenését a Földön hosszú fejlődés előzte meg. A tudomány mai állása szerint a Földön 2,5–3 milliárd éve léteznek élőlények. Az élet első, ősi képviselői a tengerekben jelentek meg, és az élő szervezetek fejlődése nagyon hosszú ideig vízhez volt kötve. A növényi törzsfejlődés során kb. 350 millió évvel ezelőtt jelentek meg azok az első önálló (autotróf) táplálkozású növények – az ősharasztok –, amelyek már alkalmazkodtak a szárazföldi életmódhoz. Ennek az alkalmazkodásnak a során alakult ki a *hajtás*. A harasztok után kb. 200–175 millió éve, jelentek meg a hajtásos növények további fejlődését mutató nyitvatermők, végül mintegy 140–60 millió évvel ezelőtt alakultak ki a törzsfejlődés legmagasabb fokán álló zárvatermők, melyek ma a legnagyobb fajszámban képviselik a növényvilágot.

Ebben a fejezetben a ma élő hajtásos növények, legfőképpen a zárvatermők vegetatív szerveinek jellegzetes fejlődését, külső és belső felépítését, az életfolyamataikban uralkodó törvényszerűségeket ismerhetjük meg.

AZ EMBRIÓ TÍPUSAI ÉS A CSÍRANÖVÉNY KIALAKULÁSA

A hajtásos növények vegetatív szervei, a megtermékenyített petesejt *(zigóta)* jellegzetes osztódása útján létrejövő csírából, *embrió*ból alakulnak ki. Az embriót növénykezdeménynek is tekinthetjük, mert benne – bármennyire kicsi is – megtalálhatók a kifejlett növény vegetatív szerveinek a kezdeményei: a *gyököcske*, amely a gyökérrendszert, és a sziklevelektől védett *rügyecske*, amely a hajtásrendszert hozza létre.

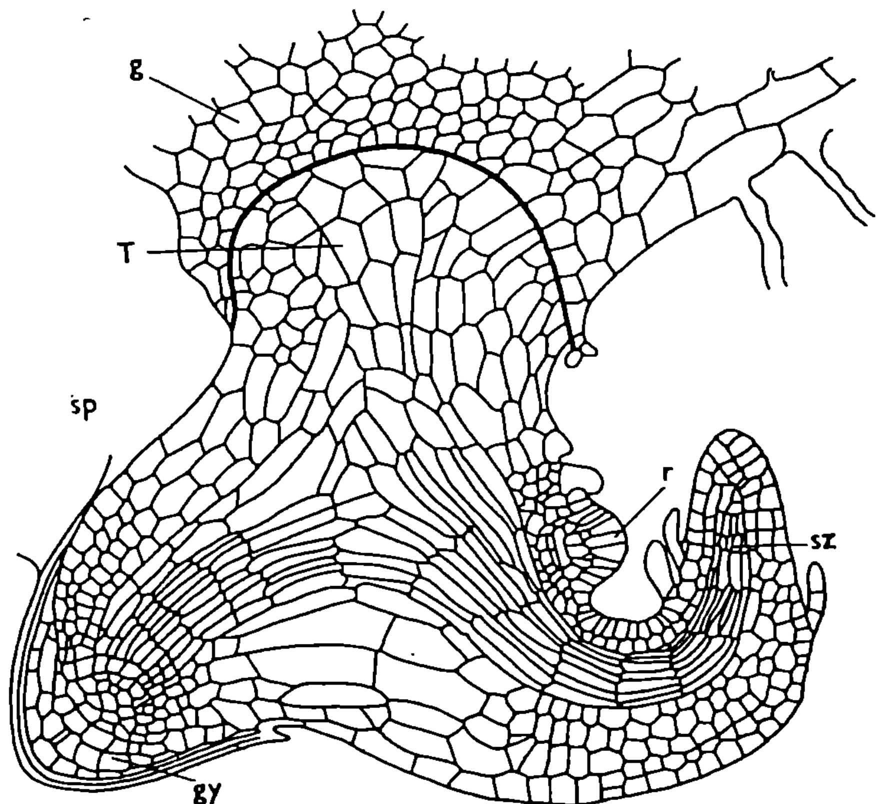
A hajtásos növények embriójának szerkezete és a csírázás folyamata nagyon különböző azonban bizonyos jellemző vonásokban a nagyobb rokonsági egységekben (törzsekben) hasonló. A következőkben a hajtásos növényekhez sorolt három törzsre, vagyis a harasztokra, a nyitvatermőkre és a zárvatermőkre jellemző néhány embriótípus, illetve csíranövény fejlődését mutatjuk be.

A harasztok vegetatív teste, mint már mondottuk, gyökérre, szárra és levelekre tago-

lódik, de ezek a növények – mint az ősibb típus képviselői – a leveleiken fejlődő spórákkal szaporodnak, tehát virágjuk és így az embriót rejtő magjuk sincs. Ennek ellenére a harasztok törzsében már tipikus embrió fejlődik, csakhogy nem a hajtásos ivartalan *(sporofiton)* nemzedéken, hanem a spórából kialakuló ivaros nemzedéket *(gametofiton)* képviselő előtelepen *(protallium)*. A harasztok ivaros nemzedéke, mint ahogy az elnevezés is mutatja, még az ősibb szerveződésű teleptestet képviseli, és fajonként változóan kisebb-nagyobb zöld, tehát önállóan táplálkozó (autotróf) lemezke. Ezen a lemezen alakulnak ki az ivarszervek és az ivarsejtek, s a petesejt megtermékenyítése is magán az előtelepen következik be. A zigóta osztódása során az előtelepen fejlődik ki maga az embrió is.

A harasztok embriója négy részre tagolódik (69. ábra): 1. az ún. talprészre *(hausztórium)*, amellyel az embrió és a csírázó növény is saját asszimiláló leveleinek a kifejlődéséig összeköttetésben marad a tápláló előteleppel; 2. a rügyecskére, amelyből a csírázás során hajtásrendszer fejlődik; 3. az első asszimiláló levélre, amelyet sziklevélnek is neveznek; végül 4. a gyökérkezdeményre. Az első kis gyökér – a magvas növények embriójával ellentétben – a harasztokon nem a rügyecskével, vagyis a hajtáspólussal szemben jön létre, hanem oldalsó helyzetben, a hajtás szöveteiből alakul, tehát az első hajtáseredetű gyökeret képviseli. A jellegzetes szerveződés folytán a harasztoknak főgyökerük nem fejlődik. A gyökérpólus kialakulásának hiánya következtében *a magvas növények ún. kétpólusú (gyökér- és hajtáspólus) embriójával ellentétben a harasztoknak csak hajtáspólusuk van.* A harasztok embriójának kifejlődését folyamatosan, tehát megszakítás nélkül követi a vegetatív szervek kialakulása. A rügyecske az első levél után folyamatosan hozza létre az asszimiláló leveleket, miközben az előtelep elpusztul. Az első gyökér hamarosan leszárad, eközben azonban már alakulnak a további vékony hajtáseredetű gyökerek. A rügyecske többnyire *vezérsejtes növekedéssel* fejlődik, azonban a harasztok részletesebb szövettani viszonyaira a kialakult szervek leírásával kapcsolatban térünk ki.

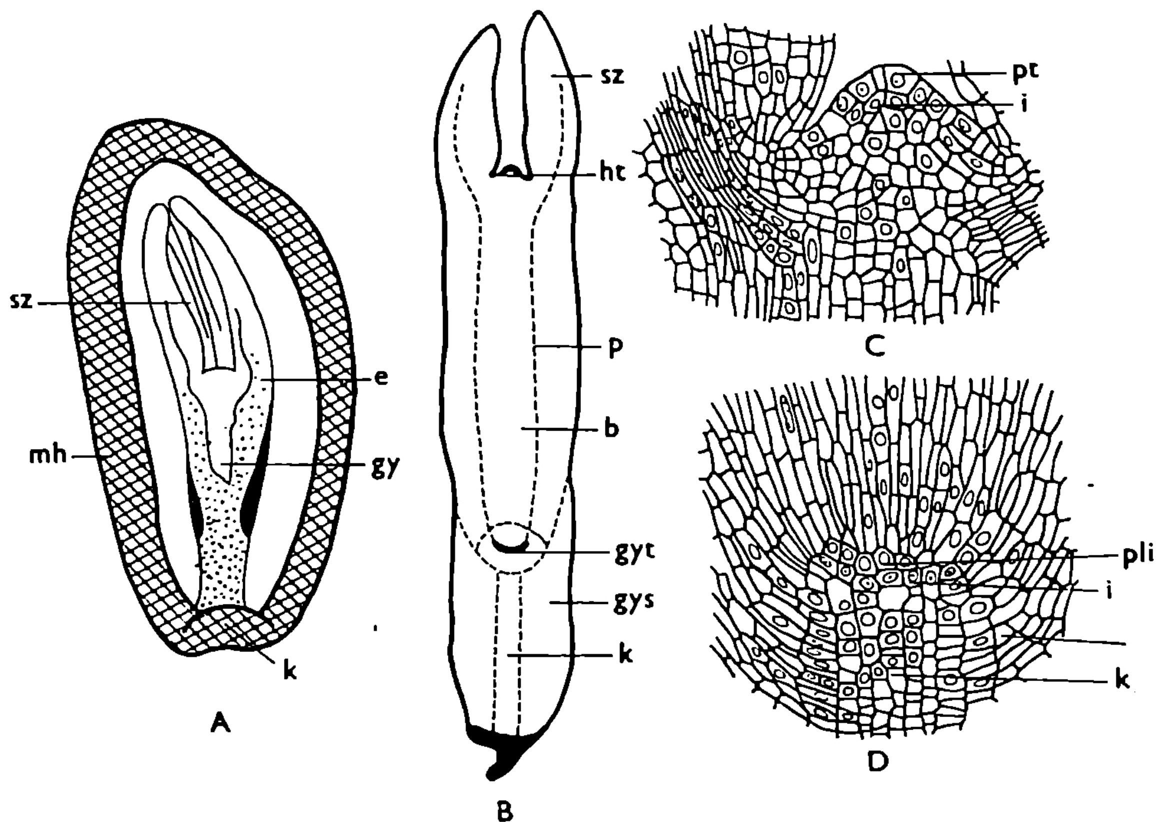
A nyitvatermők és zárvatermők törzsét közös néven magvas növényeknek *(Spermatophyta)* is nevezik, mivel mindkét törzs az embriót magába záró magot fejleszt. A harasztokkal szemben a magvas növények kialakult embriójának és csíranövényfejlődésének több közös vonása van. A megtermékenyített petesejt első osztódásai során változó számú ún. sejtemeletből álló *proembrió* fejlődik, amelynek sejtjei tovább osztódnak és növekednek. Végeredményben a proembriónak – vagyis embriókez-



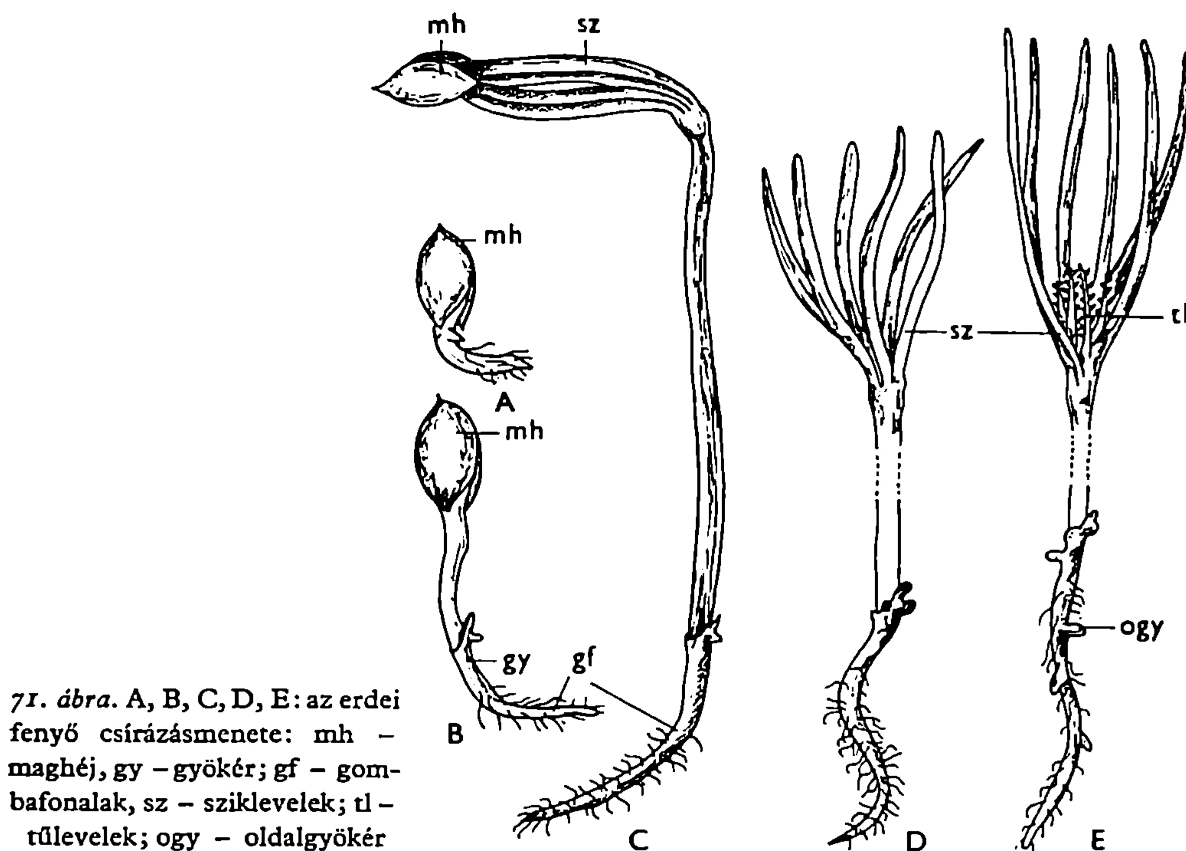
69. ábra. A sasharaszt gametofitonján (előtelepén) fejlődő embriója: T – talp; r – rügyecske; sz – sziklevél; gy – gyökérkezdemény; g – gametofiton, sp – sporofiton

deménynek – minden sejtje osztódó *(merisztematikus)*, amelyeknek osztódása *(az elsődleges szövetképzés: primér hisztogenezis)* során alakulnak ki az embrió szövetei. A magvas növények gyököcskéje képviseli a gyökérpólust, amely rendszerint a csírakapu *(mikropile)* felé fordul, míg ezzel szemben alakul ki a hajtáspólust képviselő rügyecske. A rügyecskét egy vagy több sziklevél borítja. A sziklevelek eredése alatti szárrészt csiratengelynek *(hipokotil)* nevezik. Az embrió két pólusának kialakulásától kezdve a csírázás folyamán a növény újabb szövetei a hajtáspólus hajtástenyészőkúpján, illetve a gyökérpólus gyökértenyészőkúpján elhelyezkedő szövetképző *(hisztogén)* osztódó szövetek működése révén jönnek létre. *A tenyészőkúpok működése folytán keletkező szövetek kialakulását nevezik másodlagos szövetképzésnek (szekunder hisztogenezis).* A magvas növények embrióalakításának közös vonása a harasztokkal szemben, hogy a magban külön táplálószövet fejlődik, amely az embriót, illetve a csírázó fiatal növénykét önálló asszimilációjának kialakulásáig táplálja. Egyes esetekben a raktározott tápanyag magukban a sziklevelekben halmozódik fel. Lényeges különbség még a harasztokkal szemben az, hogy a magvas növények embriójának teljes kialakulását nem követi azonnal a csírázás, hanem a magba zárt embrió – hosszabb-rövidebb ideig – nyugalmi állapotban marad.

A nyitvatermők és zárvatermők embrióalakulásában tapasztalható közös vonások mellett lényeges különbségek is megfigyelhetők.



70. ábra. A – a fenyő magjának hosszmetszete: mh – maghéj; e – embrió; gy – gyököcske; sz – sziklevelek; k – csírakapu; B – a duglászfenyő-embrió (fiatal sporofiton) hosszmetszetének vázlata: ht – hajtástenyészőkúp; gyt – gyökértenyészőkúp; b – bélszövet-kezdemény, p – prokambium; sz – sziklevél, gys – gyökérsüveg; k – kolumella; C – a duglászfenyő hajtástenyészőkúpjának (plumula) hosszmetszete: pt – protoderma; i – iniciális sejtek
D – a duglászfenyő gyökértenyészőkúpjának (radikula) hosszmetszete: pli – pleróma iniciális sejtjei; i – iniciális sejtek; gys – gyökérsüveg; k – kolumella



71. ábra. A, B, C, D, E: az erdei fenyő csírázásmenete: mh – maghéj, gy – gyökér; gf – gombafonalak, sz – sziklevelek; tl – tűlevelek; ogy – oldalgyökér

A nyitvatermők változatos embrióalakulásuk során megegyeznek abban, hogy a megtermékenyített, feltűnően nagyméretű petesejtből létrejövő proembriónak csak alsó, megnyúlt részlete válik többsejtűvé – és ennek is csak a legalsó, a táplálószövetbe *(primér endospermium)* nyomódott részletéből képződik maga az embrió. Több fajnál előfordul, hogy a proembrió jellegzetes osztódása következtében több embrió is szerveződik *(poliembriónia)*, ezek közül azonban rendszerint csak egy lesz életképes. A toboztermők osztályába tartozó egyik fenyőfaj *(Pinus pinea)* magjának és ebben a kész embriónak a hosszmetszetét mutatja a 70. ábra, A. A maghéjon belül, az endospermiumba ágyazva helyezkedik el a kész embrió, amelynek rügyecskéjét változó számú (5–18), szórt állású sziklevél veszi körül. A sziklevelek alatti szárrészhez (hipokotil) a csírakapu irányában fordult gyököcske kapcsolódik. A 70. ábra B rajza a szintén toboztermőkhöz tartozó duglászfenyő *(Pseudotsuga taxifolia)* kifejlett embriójának hosszmetszeti vázlatos képét mutatja. Az embrió szöveteinek képződése befejeződött, a gyökér- és hajtáspóluson kialakultak a tenyészőkúpok, és az embrió szöveteiben bizonyos differenciálódás tapasztalható. Már megkülönböztethető az embrionális kéreg és a központi henger, ebben a bélszövet kezdeménye és a prokambium-nyalábok elkülönültek. A nyugalmi állapotot követő csírázás során az újabb szöveteket most már a tenyészőkúpok fogják létrehozni, tehát ezek felépítése és működése döntő a kifejlett növények szöveti szerkezetére is. A hajtástenyészőkúp ilyenkor még fejletlen (70. ábra, C). A legkülső réteg az ún. *protoderma*, amelyből a hajtás elsődleges bőrszövete *(epidermisz)* alakul majd ki. A protoderma alatt, a tenyészőkúp csúcsán néhány kezdő, ún. *iniciális* sejt helyezkedik el, amelyeknek a csíranövény kifejlődése során meginduló működésére vezethető vissza a hajtás szöveteit létrehozó *hisztogének* (szövetképzők) kialakulása.

A gyökértenyészőkúp központi szövettestből, az embrionális *pleromá*ból, az ezt körülvevő kéregkezdeményből, a *periblémá*ból és legkívül a *dermatogén*ből áll. A tenyésző-

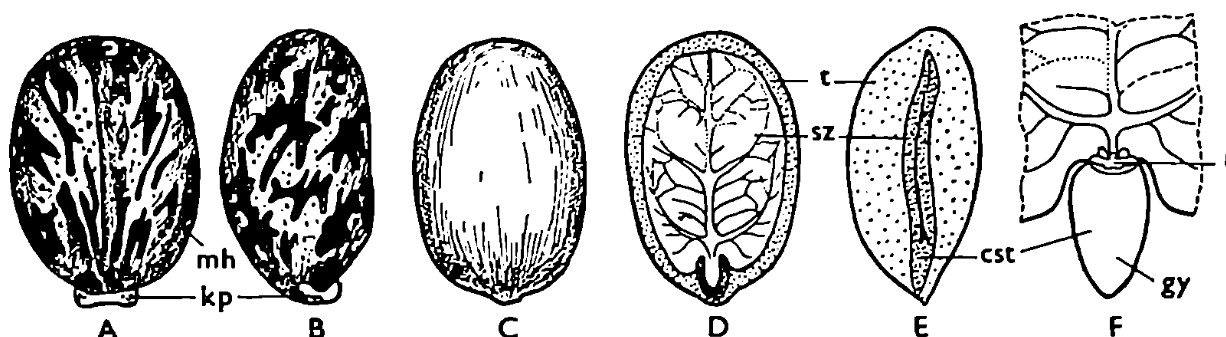
kúp csúcsi részét a gyökerekre általában jellemző védőszövet, a gyökérsüveg *(kaliptra)* burkolja (70. ábra, D). A gyökérsüveg fölött, a gyökértenyészőkúp központjában ív alakban elhelyezkedő gyökér-iniciális sejtek figyelhetők meg. Ennek az iniciális ívnek a felső sejtjei a pleroma (központi szövettest) iniciálisai, amelyek független működésűek, vagyis csak a pleroma szöveteit hozzák létre. A pleroma-iniciálisok alatt elhelyezkedő kezdősejtek viszont kétirányú működést fejtenek ki, mert egyrészt oldalsó irányban a periblémа szöveteit egészítik ki, míg lefelé a gyökérsüvegnek a tengellyel párhuzamos sejtsorait fűzik le *(kolumella)*, ezek pedig oldalsó irányban osztódva, a gyökérsüveg oldalsó, ívesen futó sejtsorait hozzák létre.

A csírázás megindulásához meghatározott, de fajonként változó külső és belső feltételek szükségesek, amelyek a magba zárt embrió nyugalmi szakaszát megszüntetik (lásd az élettani részt). A csírázás megindulása előtt az embrió mindig vizet szív, megduzzad, majd hossznövekedés következtében (interkaláris-nyúlás) a gyököcske a csírakapun keresztül mint elsődleges gyökér (főgyökér) kilép a magból (71. ábra, A és B). A fenyők csíragyökerén gyökérszőrök nem fejlődnek, s a víz felszívását a gyökeret körülhálózó gombafonalak végzik, viszont az önálló táplálkozásra képtelen gomba szerves tápanyagot kap a fenyőtől cserébe (együttélés: *szimbiózis*). A gyökér néhány mm-es nyúlása után a hossznövekedés a csíratengelyre is átterjed, vagyis az megnyúlik, miközben kiemeli a még részben magba zárt sziklevelеket (71. ábra, C). A folyamat közben a sziklevelek is megnyúlnak, megzöldülnek, és megkezdik önálló asszimilációjukat. Erre az időre azonban a mag táplálószövete kiürül, és az üres maghéj leesik (71. ábra, D). A sugarasan szétterülő sziklevelek között időközben a rügyecske is erőteljes fejlődésnek indul, és megkezdi az első tűlevelek kialakítását, miközben a gyököcskén már megjelennek az első oldalgyökerek (71. ábra, E). A csíranövény, illetve az egyes vegetatív szervek kialakulásának szövettani vonatkozásaira a megfelelő szervek leírásakor térünk ki.

A zárvatermők – mint nevük is mutatja – magkezdeményeiket a termőlevelek összeforradása révén kialakuló *termő*ben hozzák létre. A magkezdemény és ezen belül az embriókezdemény fejlődése idejére tehát fokozott védelem alakult ki. A kifejlett embrió – a nyitvatermőkhöz viszonyítva – tovább tagolódik. A gyököcskén, csíratengelyen, sziklevélen és rügyecskén túlmenően egyes fajoknak ún. sziklevelek feletti szárrésze *(epikotil)* is fejlődik, ezen pedig már egy-két elsődleges lomblevélkezdemény is megjelenik. Az embrió kialakulását befolyásolja az a körülmény, hogy az embriót és a fejlődő csíranövényt tápláló szövet vagy a mag részeként alakul ki – mint külső és belső magfehérje-szövet *(perispermium, endospermium)* – más fajoknak viszont a szikleveleiben is raktározódnak a tartaléktápanyagok. Egyes fajoknak a csíratengelye megnyúlik, s a szikleveleket a rügyecskével és a felrepedt maggal együtt a talajból kiemeli. Ezután a sziklevelek megnyúlnak, megzöldülnek, és megkezdik önálló asszimilációjukat. Az ilyen jellegű csírázás az ún. föld feletti *(epigeikus)* csírázás. Ezzel szemben más növények csíratengelye a csírázás folyamán nem, vagy alig növekszik, így a sziklevelek a maggal együtt a talajban maradnak. Ilyen esetben a sziklevelek feletti szárrész nyúlik meg erősen, és kiemeli a már az embrióban kifejlődött primér lombleveleket, amelyek az önálló asszimilációt megkezdik, míg a sziklevelek mint tápanyag-raktározó szervek a talajban vagy annak felszínén maradnak és nem asszimilálnak. Ez az ún. földbeni vagy *hipogeikus* csírázás.

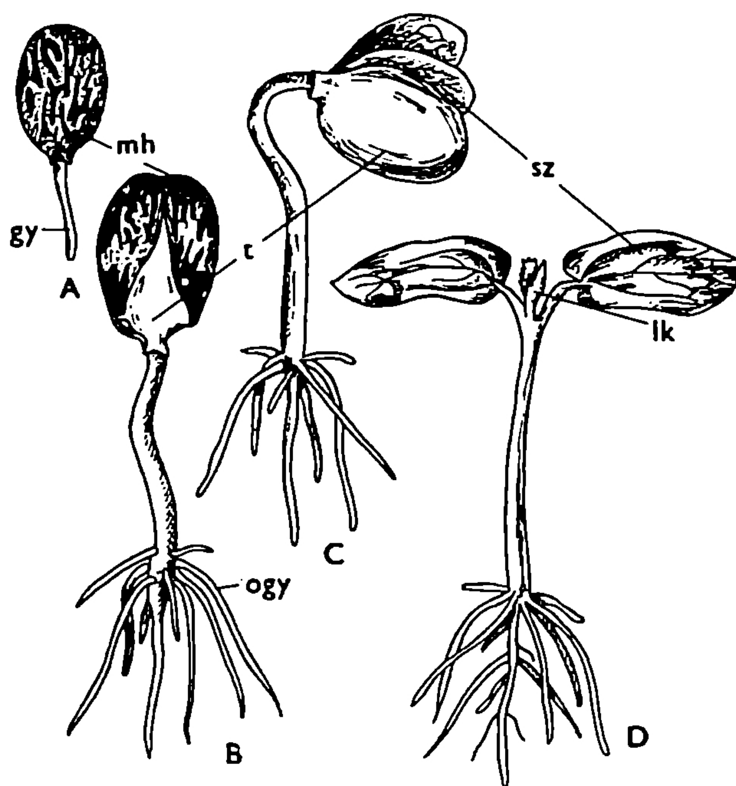
Jellemző a zárvatermő növényekre, hogy szikleveleik száma állandó. Eszerint a zárvatermők törzsébe tartozó növényeket kétszikűek *(Dicotyledones)* és egyszikűek *(Monocotyledones)* osztályába sorolhatjuk. A két osztály tagjai – az embrió szikleveleinek számán kívül – a kifejlett növények külső és belső felépítésében is lényegesen eltérnek egymástól.

A *kétszikű növények* embriószerkezetének és csírázásmenetének megismerésére két jel-

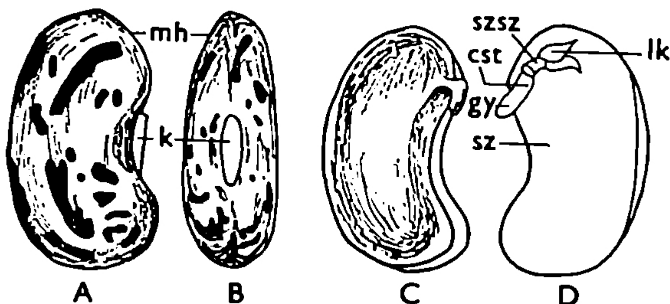


72. ábra. A ricinus maghéjának szerkezete: A – a mag szemben és B – oldalnézetből; mh – maghéj; kp – köldökpup; C – a maghéjtól megfosztott mag; D – ennek átlós irányú (transzverzális) és E – középsíkban készült (medián) hosszmetszete; F – kinagyított embiórészlet: t – táplálószövet; sz – sziklevél; cst – csíratengely; gy – gyököcske; r – rügyecske

lemző példát mutatunk be. – A ricinus *(Ricinus communis)* kifejlett embriója a mag szöveteihez tartozó és a mag legnagyobb tömegét adó táplálószövetben *(endospermium)* helyezkedik el (72. ábra). A táplálószövet zsíros olaj mellett raktározott fehérjéket *(heterogén aleuron)* is tartalmaz. A csírakapu felé fordult hengeres gyököcske rövid csíratengelyben folytatódik. A két nagy lemezű, vékony sziklevél között helyezkedik el a még fejletlen rügyecske. Transzverzális hosszmetszeten jól előtűnik a sziklevelek erezete is. A sziklevelek teljes felületükkel szorosan hozzásimulnak a tápláló réteghez, aminek a csírázás megindulása után fontos szerepe van. A csírázás során ugyanis a duzzadás folyamán az embrióban képződő enzimek a szikleveleket borító protodermán keresztül a tápláló szövetbe jutnak, és az ott raktározott tápanyagokat elfolyósítják, majd a sziklevelek felszívják. Eközben az embrió még több vizet szív, erőteljesen megduzzad, és a gyököcske felrepeszti a maghéjat (73. ábra, A). A gyököcske gyors nyúlással mint elsődleges primér gyökér (főgyökér) bújik ki a magból, és rövidesen oldalgyökereket is fejleszt. Eközben a csíratengely is megnyúlik, először rendszerint meggörbül, majd lassan felegyenesedik, és felemeli a szikleveleket, s köztük a már fejlődésnek indult rügyecskét (73. ábra, B). A gyököcske által már felrepesztett táplálószövet ilyenkor részben még mindig körülveszi a szikleveleket, de tartaléktápanyagai fokozatosan felszívódnak, és lassan össze-



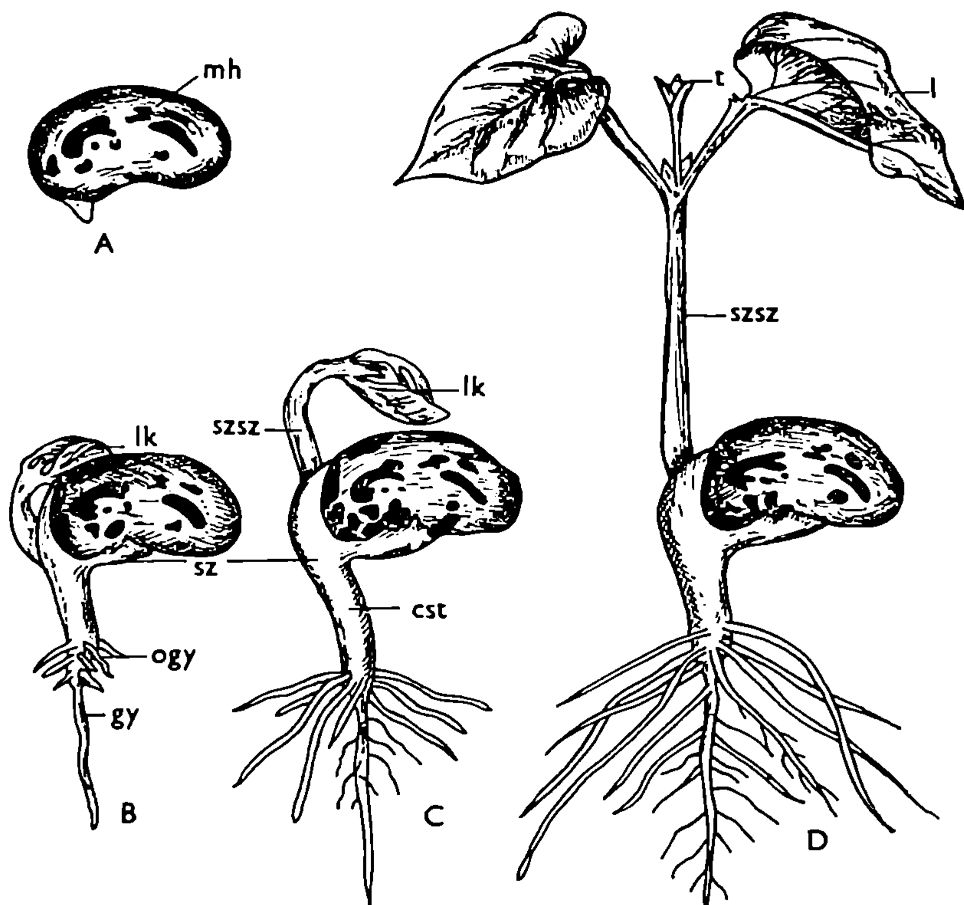
73. ábra. A, B, C, D – a ricinus csírázásmenete: mh – maghéj; gy – főgyökér; ogy – oldalgyökér t – táplálószövet; sz – sziklevél; lk – lomblevél-kezdemény



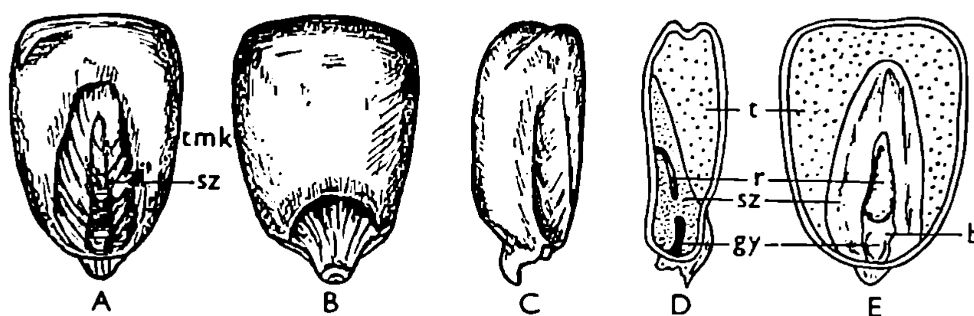
74. ábra. A, B, C, D – a törökbab magjának szerkezete: A – a mag oldalnézetben és B – szemben; mh – maghéj; k – köldök; C – maghéjtól megfosztott embrió; D – egyik sziklevéltől megfosztott embrió: sz – sziklevél, gy – gyököcske; cst – csíratengely (sziklevél alatti szár); szsz – sziklevél feletti szár; lk – levélkezdemény

szárad. A csírázás folyamán a maghéj leesik, és az időközben megnövekedett sziklevelek a fény hatására megzöldülve megkezdik asszimilációjukat. Ilyenkor az összeszáradt táplálószövet a sziklevelek fonáki részén még rendszerint megtalálható (73. ábra, C), majd rövidesen leesik. Az eddig összesimult sziklevelek vízszintesen kiterülnek, és levélnyelük megnyúlik. Ilyenkor láthatóvá válnak a rügyecske szerveződése folytán létrejött első lomblevélkezdemények is (73. ábra D).

A bab *(Phaseolus* sp.) kifejlett embriója a ricinuséval szemben közvetlenül a maghéj alatt helyezkedik el és az egész magot kitölti. Itt ugyanis a magban nem fejlődik külön táplálószövet, hanem a tartaléktápanyagok (keményítő és raktározott fehérje) magában az embrió nagy, megvastagodott szikleveleiben halmozódnak fel (74. ábra). A maghéj



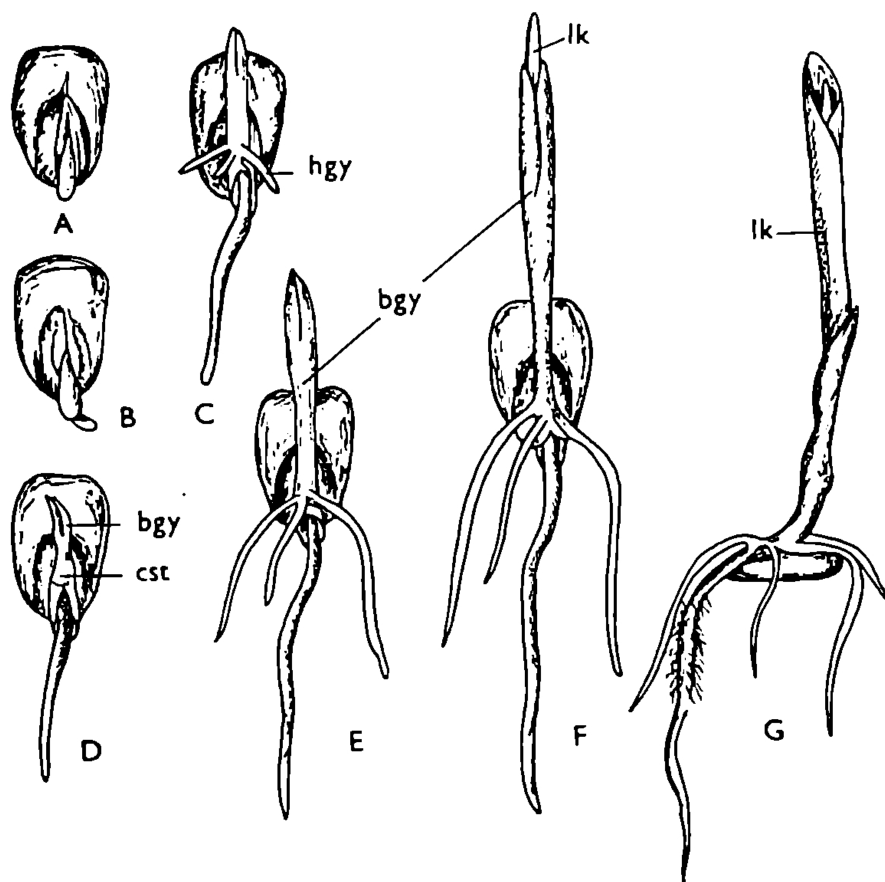
75. ábra. A, B, C, D – a törökbab csírázásmenete: gy – gyökér; ogy – oldalgyökér; mh – maghéj; sz – sziklevél; szsz – sziklevél feletti szár; cst – csíratengely (sziklevél alatti szár); lk – lomblevél-kezdemény; l – lomblevél; t – tenyészőkúp



76. ábra. A kukorica szemtermésének szerkezete: A – a szemtermés hasi-, B – háti oldala; C – oldalnézet; D – átlós irányú (transzverzális); E – középsíkban készült (medián) hosszmetszete: tmk – összenőtt termésfal és maghéj; sz – sziklevél; gy – gyököcske; r – rügyecske; t – táplálószövet, b – hüvelyszerű burok

lefejtése után előtűnik a két nagy, duzzadt sziklevél és a hengeres gyököcske, valamint a rövid csíratengely is. A sziklevelek között helyezkedik el a már embrionálisan kialakult epikotil szárrész, amelynek csúcsán a *plumulát* két lomblevélkezdemény borítja. A csírázás kezdetén vízfelvétel következtében megreped a maghéj, és a gyököcske mint *primér gyökér* kitör a magból (75. ábra). Eközben a bab és más hasonló szerkezetű magok raktározott tápanyagai a sziklevelekből közvetlenül vándorolnak a csíratengelybe. Csírázás során a gyökér csúcsa közelében gyökérszőrös zóna fejlődik, e felett pedig megindul az oldalgyökerek képződése. A csíratengely eközben – sőt a továbbiak folyamán is – alig mutat növekedést, így a sziklevelek a felrepedt maghéjjal együtt a talajban vagy a talaj felszínén maradnak –, tehát ez a földbeni csírázás. Ezután a szik feletti szárrész erőteljesen megnyúlik, s a már szintén növekedő és zöldülő első lomblevélkezdeményeket a talaj szintje fölé emeli. Ezt követően az epikotil szárrész tovább nyúlik, kiegyenesedik, és a megnövekedett, megzöldült lomblevelek kiterülnek, majd megkezdik önálló asszimilációjukat. A szétterülő lomblevelek között elhelyezkedő tenyészőkúp a csírázás folyamán további szárrészletet és lomblevélkezdeményeket hoz létre. Csírázás folyamán a sziklevelek raktározott tápanyagai fokozatosan elfogynak, és a sziklevelek összeszáradva leesnek.

Az egyszikű növények embrióalakulása és csírázásmenete nagyon változatos lehet. Példaként a pázsitfűfélékre jellemző kialakulást ismertetjük (76. ábra). E növények szemtermésének a fala szorosan összenőtt a maghéjjal — egymástól el sem választhatók, és a csírázás során együtt is esnek le. Az összenőtt termésfal és maghéjon belül a mag legnagyobb részét a sok keményítőt, fehérjét raktározó endospermium tölti ki. Ebben a táplálószövetben a termés hasi oldalán helyezkedik el az embrió. A kukorica *(Zea mays)* szemterméséből két irányú (medián és tranzverzális) hosszmetszetet készítve, a táplálószöveten belül jól látható a csíra hengeres gyököcskéje, amelyet hüvelyszerű burok *(koleorrhiza)* borít. A gyököcske csíratengelyben folytatódik, amelyről oldalsó helyzetben ered az egyetlen, pajzs alakú sziklevél, ezért a gabonafélék csíratengelyét *mezokotil*nak nevezik. A kukorica rügyecskéjét embrionálisan fejlődött lomblevélkezdemények, ezeken kívül pedig a sziklevelek egy részének módosulásából származó hüvelyszerű burok *(koleoptil)* borítja. A csírázás megindulása előtt – a vízfelszívás folyamán – a pajzsszerű sziklevél mint felszívó szerv *(hausztórium)* működik, vagyis az enzimek által mobilizált tápanyagokat felszívja, és a csíranövény többi részébe továbbítja. A megduzzadt gyököcske áttöri az összenőtt

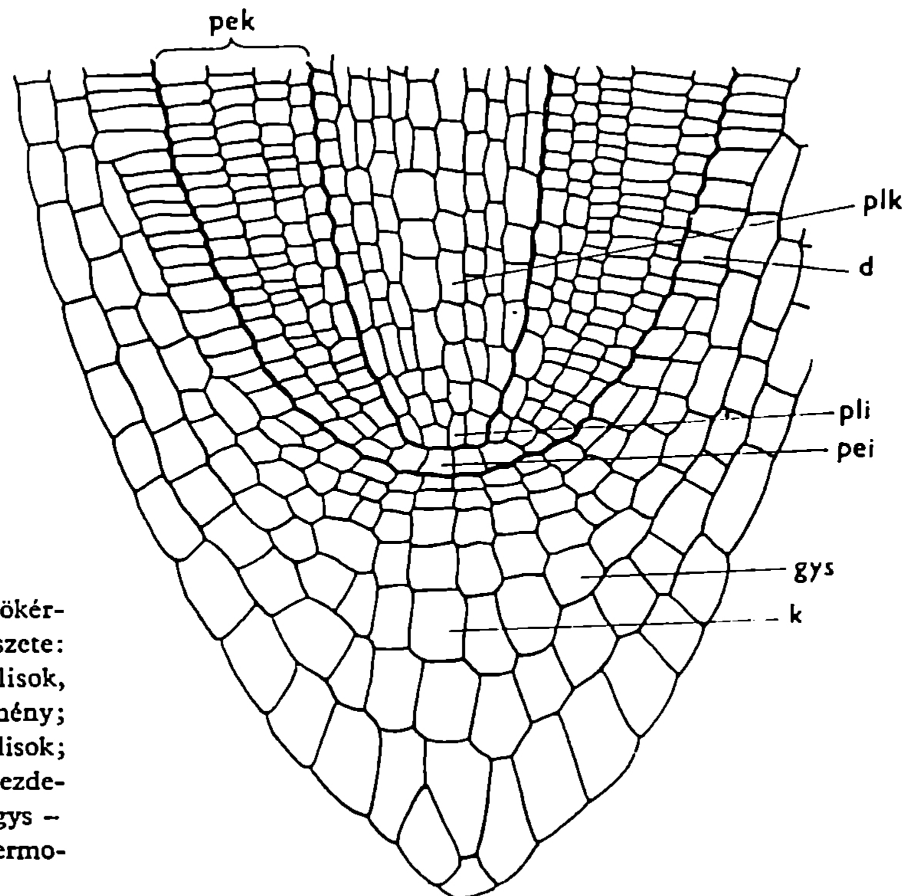


77. ábra. A, B, C, D, F, G – a kukorica csírázásmenete: bgy – hüvelyszerű burokkal fedett hajtáscsúcs; cst – csíratengely (mesokotil); hgy – hajtáseredetű gyökér; lk – levélkezdemény

maghéjat és termésfalat (77. ábra, A), végül az őt borító hüvelyt (B), és növekedése közben gyökérszőrös zónát fejleszt. Eközben a csíratengely is megnyúlik, és a felrepedt szemtermés oldalán kibújik a hüvelyszerű burokkal borított hajtáscsúcs a levélkezdeményekkel együtt (77. ábra, C). A csúcsán felszakított burok azonban nem esik le, hanem még sokáig körülveszi a tekercsszerűen begöngyölödve és egymásba tolódva fejlődő lomblevélkezdemények alsó részét. Eközben a csíratengelyből három hajtás-eredetű gyökér indul fejlődésnek (77. ábra, D, E, F, G).

A ZÁRVATERMŐK EMBRIÓJÁNAK SZÖVETI FELÉPÍTÉSE

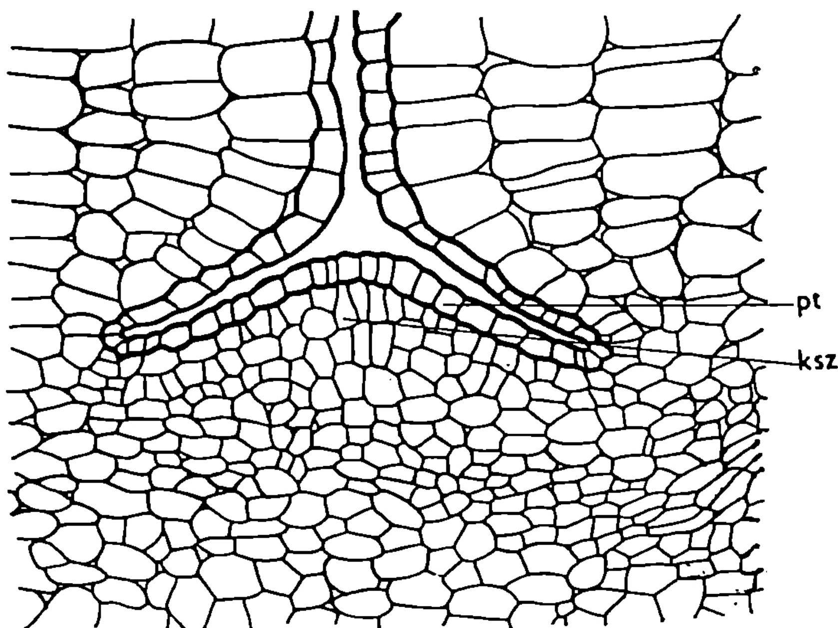
Az embrió szövetei plazmatartalmú, osztódóképes sejtekből épülnek fel, de a szövetekben már kezdeti differenciálódások figyelhetők meg. A kész embrióban a nyitvatermők embriójának a kialakulásához hasonlóan már elkülönül az embrionális kéreg és a központi henger, amelynek prokambiális nyalábkezdeményei a sziklevelekbe futnak. A két póluson elhelyezkedő gyökér- és hajtástenyészőkúp egy-egy rokonsági egységre jellemző szerkezetének a kialakulása már embrió-korban megszabja a később létrejövő szövetek, illetve szövetképzők eredetét és kialakulását. A tenyészőkúpokon elhelyezkedő kezdő – iniciális – sejtekre jellemző, hogy osztódásuk után, vagyis új sejtek létrehozása után az eredeti ini-



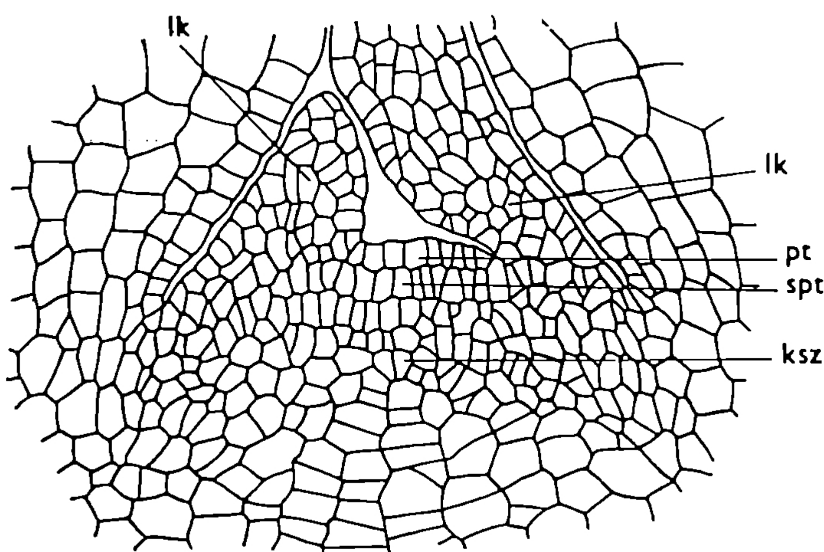
78. ábra. A repce gyökérpólusának hosszmetszete: pli – pleróma-iniciálisok, plk – plerómakezdemény; pei – peribléma-iniciálisok; pek – periblėma-kezdemény; k – kolumella; gys – gyökérsüveg; d – dermokaliptrogén

ciálisok regenerálódnak, és legalább egy ideig eredeti helyükön maradnak. A kifejlett embrióban az iniciálisokon kívül megtalálhatjuk a szövetképzők (hisztogének) kezdeményeit is, amelyek még az embrió szöveteinek kialakulása, vagyis a primér hisztogenezis során jöttek létre. Csírázás után ezeknek a szövetképző tájaknak most már a szekundér hisztogenezis folyamán lefűzött szövetei építik majd fel a kifejlett növény szerveit is.

A kétszikű növények gyökérpólusára jellemző, hogy a központi szövettájat adó pleroma-kezdeménynek, továbbá a pleroma-kezdeményt burkoló periblėma-kezdeménynek, valamint a bőrszövetet és a gyökérsüveget egyaránt létrehozó ún. dermatogénnek különkülön önálló iniciális sejtjei vannak. Az iniciálisok elrendeződésében és eredetében rokonsági egységenként különbségek lehetnek, azonban *a három szövettáj iniciálisának függetlensége majdnem az összes kétszikű növény gyökérpólusára jellemző.* A 78. ábra a repce *(Brassica napus)* embrió-gyökérpólusának hosszmetszetét mutatja. A pleroma iniciálisai fölött a pleroma-kezdemény kissé megnyúlt sejtjei húzódnak. A pleroma-kezdemény alatt a periblėma iniciálisai, ezeknek folytatásaképpen pedig a periblėma-kezdemény szövetei láthatók. A gyökérsüveg két részre tagolható. A tengely irányában a fejlődő embrió hipofízis-sejtjeinek származékaként helyzkednek el a gyökérsüvegnek a hossztengely irányában rendeződött sejtsorai *(kolumella)*, míg kétoldalt a gyökérsüveg ív alakban futó sejtsorai. Ez utóbbiak a gyökér bőrszövetét létrehozó, még az embrió kialakulása során létrejött dermatogénnek a származékai. A dermatogén a kétszikű növények esetében jellegzetes kettős működést fejt ki, mert egyrészt mint bőrszövetképző működik, másrészt a gyökértenyészőkúp csúcsán a felülettel párhuzamos osztódásokkal a gyökérsüveg oldalsó, ívesen futó sejtsorait is létrehozza. (Ezt a hisztogént kettős működése miatt újabban *dermokaliptrogén*nek, azaz bőrszövetet és gyökérsüveget is létrehozó szövetképzőnek nevezik.)



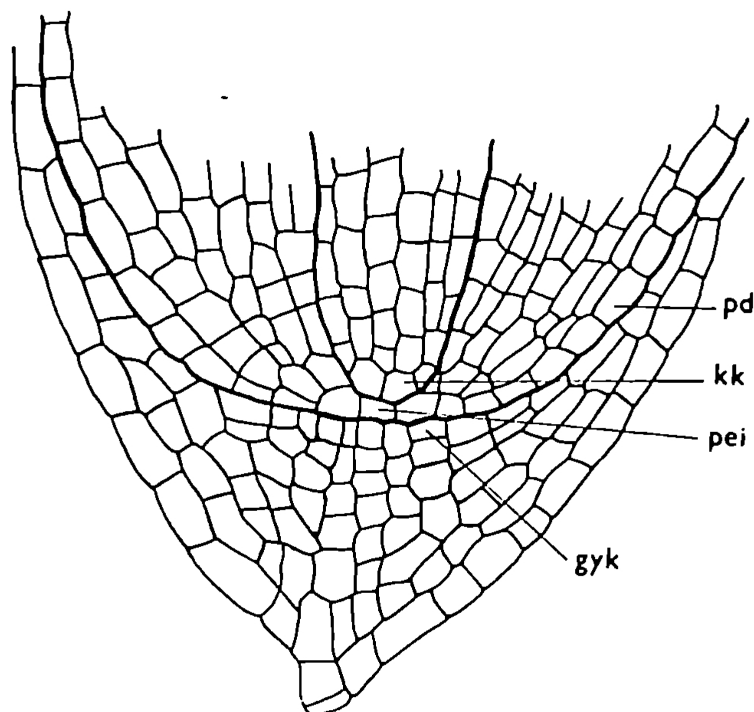
79. ábra. A nebántsvirág hajtáspólusának hosszmetszete: pt – protoderma; ksz – központi szövet



80. ábra. A napraforgó hajtáspólusának hosszmetszete: lk – levélkezdemény; pt – protoderma; spt – szubprotoderma; ksz – központi osztódószövet

A kétszikű növények hajtáspólusa a legtöbb esetben sokkal fejletlenebb, mint a gyökérpólus. Mind a hajtástenyészőkúpot, mind a ráboruló szikleveleket egysejtsoros protoderma borítja, amely később a hajtás bőrszövetét hozza létre. A protoderma alatt a legtöbb esetben vékony falú, plazma tartalmú, ilyenkor még rendszerint differenciálatlan központi szövet helyezkedik el (79. ábra).

Azokon a kétszikű embriótípusokon, amelyek az embriófejlődés során már lomblevélkezdeményeket is létrehoztak, – a hajtástenyészőkúpon előrehaladottabb differenciálódás figyelhető meg. A 80. ábrán a napraforgó *(Helianthus annuus)* kész embriójának hajtáspólusa látható. Az egyrétegű protoderma alatti sejtsor már a kész embrióban ún. *szubprotodermális* réteggé rendeződik. A harmadik rétegben tapasztalható, főleg ferde fallal történő osztódások az ún. központi osztódó szövet *(centrális merisztéma)* kialakulására utalnak.



81. ábra. Egyszikű növény (*Galtonia candicans*) gyökérpólusának hosszmetszete: gyk – gyökérsüvegképző (kaliptrogén) sejtek: pei – peribléma-iniciális sejtek; kk – pleróma-iniciális sejtek; pd – primér dermatogén

A kialakult sziklevelek szöveti szerkezetükben egyszerű felépítésű lomblevelekhez hasonlók (l. ott).

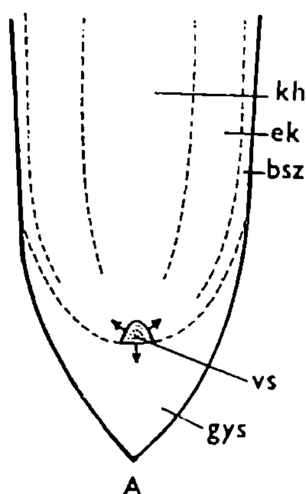
Az egyszikű növények gyökérpólusa a kétszikűektől elsősorban abban különbözik, hogy a gyökérsüveg – (mégpedig ennek nemcsak a középső tengellyel párhuzamos sejtsorai, hanem az oldalsó, ívesen futó sejtsorok is) – majdnem teljes egészében a hipofizis-sejt származékaként jön létre. Az embrió szerveződése folyamán ugyanis a hipofizis-sejt a felületre merőleges irányú (*antiklinális*) osztódásokkal kiszélesedik, így a primér dermatogén, amely az egyszikű növényekben különben is legfeljebb egyszer osztódik, itt a felülettel párhuzamosan, oldalra nyomódik. A hipofizis kiszélesedése által létrejött sejtek mint gyökérsüvegképző- (*kaliptrogén*) szövet működnek (81. ábra).

Az egyszikű növények hajtáspólusa ritkább esetben a kétszikűekére emlékeztet, vagyis a protoderma alatti szövetek osztódása következtében kicsit kidomborodik, és oldalán levélkezdeményeket hoz létre. Sokkal gyakoribb eset azonban, hogy a hajtástenyészőkúp helyét teljes egészében levélkezdemények foglalják el, és a szabad tenyészőkúp csak jóval később, a csírázás során jelenik meg.

A GYÖKÉRRENDSZER KIALAKULÁSA

A GYÖKÉR TENYÉSZŐKÚPJÁNAK KIALAKULÁSA ÉS TÍPUSAI

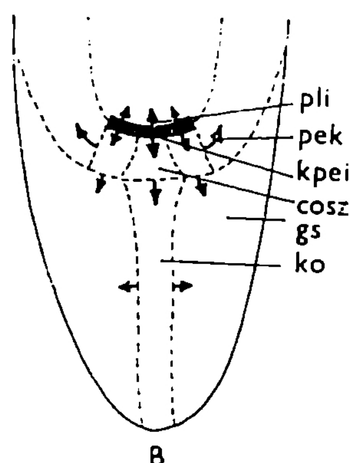
A csírázás megindulásakor a legtöbb növény először interkalárisan, nyúlásosan növekszik, majd a gyökérpólus aktívvá válik, és a gyökérképző szövetek osztódásának megindulásával megkezdődik a gyökér szöveteinek a kialakulása. A csírázás során és még fokozottabban a későbbi szerveződés alatt a tenyészőkúp képződési központja, vagyis az iniciálisok szövettája fokozatosan kiszélesedik.

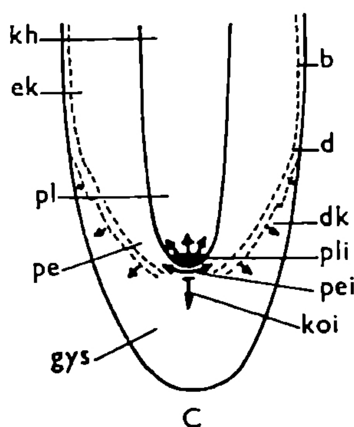


A harasztok gyökércsúcsa többféle kialakulású lehet, azonban leggyakoribb az egyetlen ún. vezérsejttel történő növekedés (82. ábra, A). Ez a vezérsejt négy irányban fűz le sejteket, szegmentumokat, ezért *négymetszésű vezérsejt*nek nevezik. Három szegmentsejt a gyökértestet, a negyedik pedig a gyökérsüveget hozza létre. A gyökértest irányában lefűzött sejtek keletkezésüket követően a felülettel párhuzamos és a felületre merőleges (periklinális és antiklinális) irányban osztódva, kialakítják a gyökér jellegzetes szövetképzőit (hisztogénjeit): a dermatogént, periblémát, és pleromát. Ezek a hisztogének azután a gyökércsúcstól távolodva, létrehozzák a gyökeret felépítő szöveteket: a gyökér bőrszövetét, az elsődleges kérget, és a központi hengert (lásd később).

A *nyitvatermők* gyökértenyészőkúpját legalaposabban a toboztermőkön vizsgálták (82. ábra, B). Ezek tenyészőkúpja a csíranövény kialakulása során és a kifejlett növényen is az embrió gyököcskéjében kialakult szerkezetet lényegében megtartja. A gyökértenyészőkúpban ív alakban elhelyezkedő iniciális sejtcsoportból kiinduló szerveződés során a felső (pleroma) iniciálisok a pleroma szöveteit hozzák létre, míg az alsóbb iniciálisokból (kaliptro-periбléma-iniciálisok) közösen fejlődik a periбléma, valamint a nyitvatermők általában feltűnően nagy gyökérsüvege. A közös eredet következtében a periбléma szövetei folyamatosan *mennek át* a gyökérsüvegbe. A közös iniciálisok által létrehozott, középpontban elhelyezkedő osztódó szövetcsoport oldalsó irányban a periblémát fűzi le, míg lefelé a kolumellát, vagyis a gyökérsüveg tengellyel párhuzamosan futó szöveteit hozza létre. Ezek a kolumella-sorok a felületre merőleges irányú osztódással oldalsó sejteket fűznek le, amelyek a gyökérsüveg oldalsó íveit alkotják. A gyökérsüveg szintje fölött kialakuló ún. másodlagos dermatogén a periбléma származéka.

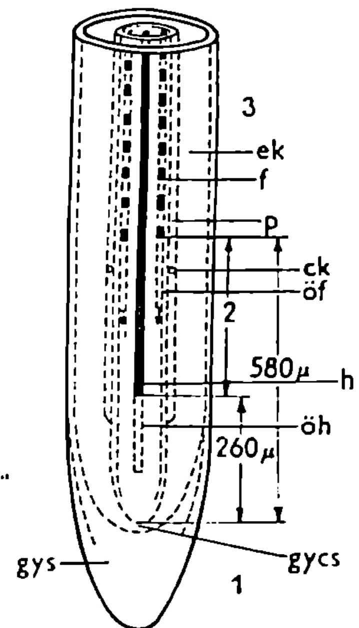
A *zárvatermők* gyökértenyészőkúpjának több típusa ismeretes mind a kétszikű, mind az egyszikű növényeken. A kétszikű növények ún. fő típusának tartott tenyészőkúp szer-





82. ábra. A haraszt gyökércsúcsának vázlatos hosszmetszete: vs – vezérsejt; gys – gyökérsüveg; bsz – bőrszövet; ek – elsődleges kéreg; kh – központi henger; B – nyitvatermő gyökértenyészőkúpjának vázlatos hosszmetszete: pli – pleróma-iniciálisok; kpei – kaliptroperibléma-iniciálisok; pek – peribléma-kezdemény; cosz – centrális osztódó szövet; gs – gyökérsüveg; ko – kolumella; C – kétszikű gyökér tenyészőkúpjának vázlatos hosszmetszete: dk – dermokaliptrogén; d – dermatogén; b – bőrszövet; koi – kolumella-iniciálisok; pei – peribléma-iniciálisok, pli – pleróma-iniciálisok; gys – gyökérsüveg; pe – peribléma; pl – pleroma; ek – elsődleges kéreg; kh – központi henger

kezetét ismerteti a 82. ábra, C. A gyökértenyészőkúpot borító gyökérsüveg oldalsó, ívesen futó sejtsorait az ún. *dermokaliptrogén* fűzi le, amely a gyökérsüveg szintje felett mint bőrszövetképző *(dermatogén)* működik. A gyökérsüveg központi szövettája a kolumellainiciálisokból származik. A gyökér kéregszövete a periblémainiciálisok működésére, míg a központi henger a pleroma-iniciálisok működésére vezethető vissza. *Végeredményben a fejlődő gyökér tenyészőkúpjában a hisztogének* (dermokaliptrogén, pribléma, pleroma) a gyökérpólusoknál leírtakéhoz hasonlóan, a képződési központban kialakult *három, egymástól függetlenül működő iniciális csoportokból származtathatók.* A képződési központ felett, az egyes szövettájak egymástól való elkülönülése, differenciálódása már megindult. A gyökérsüveg már állandósult sejtekből áll, a külső sejtsorok kezdenek lekopni, de ezt a kopást a dermokaliptrogén periklinális osztódása belülről folyamatosan pótolja. A gyökérsüveg a csúcstól távolodva, egyre keskenyebbé válik a dermokaliptrogén csökkenő periklinális osztódása folytán. Végül, ahol ez az osztódás már teljesen megszűnik, ott a gyökérsüveg eltűnik, és a tenyészőkúpot borító legkülső sejtsor pedig mint dermatogén (a gyökér bőrszövetét létrehozó hisztogén) lép ki a gyökérsüveg szintje fölött.



83. ábra. A dohány gyökérszakaszainak és szállítószövet differenciálódásának vázlatos ábrázolása: 1 – gyökértenyészőkúp a gyökérsüveggel; 2 – nyúlási szakasz; 3 – gyökérszőrös zóna; gys – gyökérsüveg; – gycs – gyökércsúcs; öh – ősi háncselemeek; h – háncselemek; öf – ősi faelemek; ck – *Caspary*-csíkos kéreghatár (endodermisz) ek – elsődleges kéreg; f – faelemek; p – perikambium

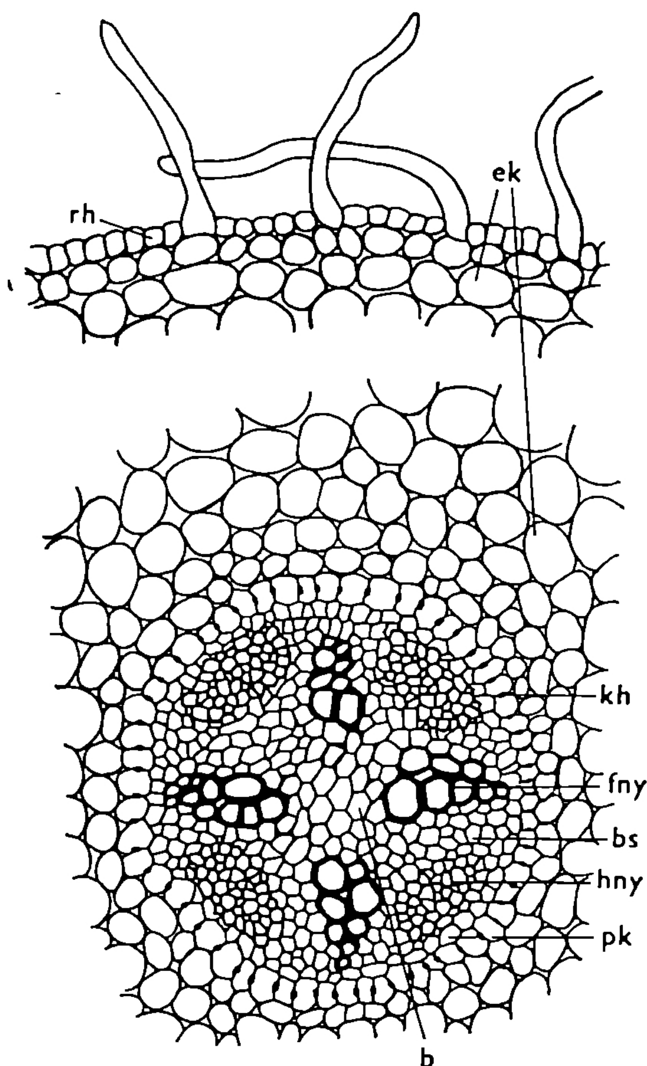
A pribléma a gyökércsúcstól távolodva fokozatosan szélesedik ki, a sejtek plazmatartalma csökken és megindul a sejtüregek (vakuólumok) fokozott kialakulása is, vagyis a szövetek elsődleges kéreggé történő állandósulása. A kéregkezdemény legbelső sejtsorának a sejtjei gyakran megnyúlnak, azonban a gyökércsúcstól csak jóval távolabb állandósulnak kéreghatárrá (lásd később). A pleroma, a központi henger kezdeménye a képződési központtól távolodva két részre tagolódik. A legkülső sejtsorból alakul a *perikambium,* amelynek a gyökér másodlagos vastagodása során betöltött fontos szerepéről a későbbiekben fogunk szólni. A perikambiumon belül elhelyezkedő osztódó szövet az ún. *pleroma mag,* amelyből a gyökér szállítószövet-rendszere és bélszövete alakul ki.

Az *egyszikűek* gyökértenyészőkúpjának szerkezetét az újabb kutatások két fő típusba sorolják. Ezek közül az ún. *Gramineae típusú* tenyészőkúp szerkezetére térünk ki részletesebben, amely a gyököcske eredeti felépítését lényegében megtartja (82. ábra, D). A képződési központban elhelyezkedő iniciális csoport felső, ún. pleroma-iniciálisaiból a központi hengert létrehozó hisztogén szövet származik. A gyökérsüveg teljes egészében a gyökérsüveg-iniciálisokból (kaliptrogénből) ered, amelyet az alsó iniciális réteg hozott létre. A gyökér elsődleges kéregkezdeménye (pribléma) és a bőrszövetet létrehozó hisztogének közös iniciálisból származtathatók. Az egyszikűekre jellemző másik tenyészőkúp-típus (*Liliaceae* típus) az előbbitől lényegében csak abban tér el, hogy a gyökérsüveg kolumellája nem kaliptrogén eredetű, hanem a képződési központ felsőbb iniciálisaiból származik.

A gyökértenyészőkúp típusainak áttekintése után most lássuk a gyökér szöveteinek állandósulását, illetve az elsődleges és másodlagos gyökér kialakulását. A legtöbb növekedő gyökér szövettanilag négy szakaszra tagolható (83. ábra). Az első a gyökértenyészőkúp a gyökérsüveggel; ezt követi az ún. nyúlási szakasz, amely a hosszanti növekedés fő területe. A nyúlási szakasz fölött helyezkedik el a gyökérszőrös zóna, amely rövid, mivel a gyökér-

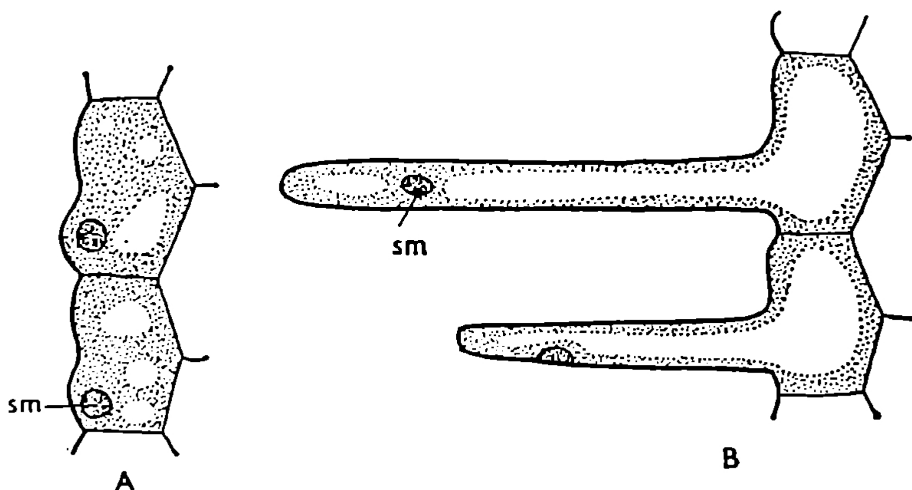
szőrök a talajban gyorsan lekopnak. A gyökérszőrös zóna lekopása után jön létre a negyedik szakasz, ahol az oldalgyökerek képződése is megindul.

A tenyészőkúptól távolodva, a gyökeret felépítő szövetek fokozatosan állandósulnak. A differenciálódás a nyúlási szakaszban indul meg. A szállítószövet-rendszer elemei közül elsőnek a háncselemek kezdenek differenciálódni, majd a faelemek, ezek fölött pedig a kéreghatár (elsődleges vagy *primér endodermisz*). A gyökérszőrös zónában már kialakult a gyökér elsődleges szerkezete (84. ábra). A bőrszöveten belül helyezkedik el a gyökér elsődleges kérge, amelyet a kéreghatár zár le *(elsődleges endodermisz)*. A kéreghatáron belüli szövettáj a központi henger, amelyben a rendszerint egysejtsoros *perikambium* alatt már kialakultak az ún. *egyszerű szállítónyalábok*. Az elsődlegesen kialakult gyökér szállítónyalábjai vagy csak háncselemekből, vagy csak faelemekből épülnek fel. A *fa-* és a *háncsnyalábok* egymással váltakoznak, közöttük bélsugarak helyezkednek el. A nyalábokon belüli szövettáj a bél.



84. ábra. A lóbab gyökerének elsődleges szöveti felépítése: rh – bőrszövet (rhizodermisz); ek – elsődleges kéreg; kh – kéreghatár *(Caspary*-csíkos endodermisz); hny – háncsnyaláb; bs – bélsugár; fny – fanyaláb; pk – perikambium; b – bél

A fiatal gyökér bőrszövetére (*rizodermisz*) jellemző, hogy legtöbb sejtje gyökérszőrré nyúlik meg, ezáltal a felület nagymértékben megnövekszik. A gyökérnek ezt a szakaszát, ahol a gyökérszőrök kialakulnak, gyökérszőrös zónának nevezzük. A gyökérszőrös zóna a gyökerek felszívó felülete, itt történik a víz és az ún. ásványos anyagok felvétele. Újabb vizsgálatok szerint a gyökérszőrös zónán keresztül a növény bizonyos anyagcseretermékeket is választ ki. Ha a gyökérszőrös zóna leszakad, akkor a növény elpusztul. A gyökérszőrök hossza fajonként változó, általában 0,15-től 8 mm lehet. A gyökér elsődleges bőrszövetrendszerének a kialakulása során a dermatogén sejtjei a gyökér nyúlási zónájában a felületre merőleges (antiklinális) falakkal osztódnak. Egyszikű növények esetében ez az osztódás inekvális, vagyis a két utódsejt nem egyforma: az egyik nagyobb, a másik kisebb (85. ábra). A kisebb sejtek *(trichoblaszt sejt)* nagyobb plazmatartalmukkal és erősebb fénytörésükkel tűnnek ki. Sok növénynek minden ilyen sejtjéből gyökérszőr alakul. A richoblaszt sejtek gyökérszőrré fejlődése során a külső sejtfal kidomborodik, majd a sejtmag és a sejt plazmatartalmának legnagyobb része a sejt csúcsába vándorol, miközben a sejt – megnyúlva – a talaj részecskéi közé hatol. A gyökérszőrré nem alakuló *atrichoblaszt* sejtek már nagyon korán vakuólumokat alkotnak, és hosszirányban nyúlnak meg.



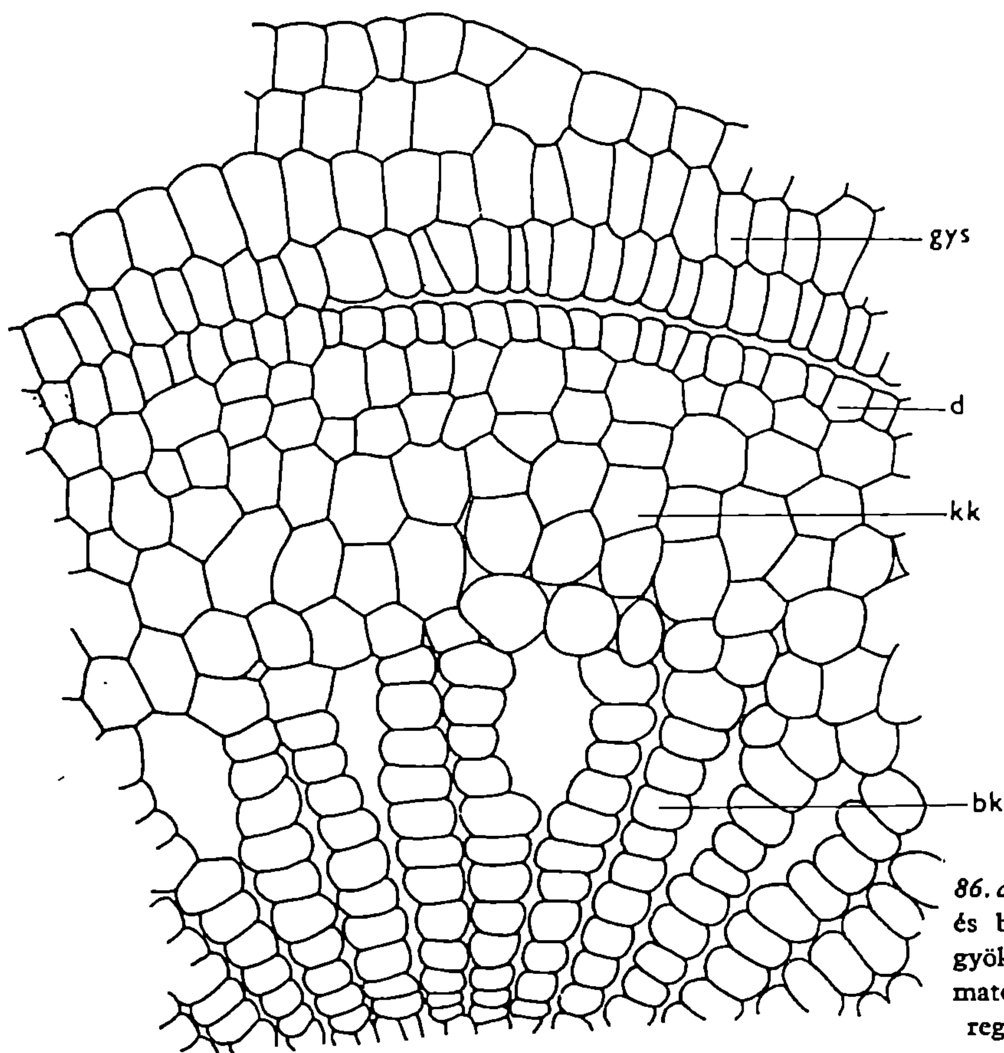
85. ábra. A gyökérszőrök kialakulása: A – a gyökérszőr nyúlásának kezdete; B – kialakult gyökér szőr; sm – sejtmag

A gyökér bőrszövetére jellemző, hogy sem kutikula, sem viaszréteg nem borítja, és gázcserenyílásokat sem fejleszt. A gyökérszőrök sejtfala vékony, cellulózból épül fel, amelybe pektin anyag is lerakódik. A gyökérszőrök szerveződése csúcs felé haladó *(akropetális)*, tehát mindig a gyökércsúcs közelében találjuk a legfiatalabbakat, míg a gyökércsúcstól távolodó szőrök folyamatosan pusztulnak. Élettartamuk általában csak 4 – 5 nap. Az elpusztult gyökérszőrös zóna gyakran leválik, és helyébe a gyökér elsődleges kérgének külső sejtsorai lépnek.

Az elsődleges kéreg különösen az ún. raktározó gyökerekben jóval szélesebb a központi hengernél. Felépítése lehet egyszerű; ilyenkor többnyire laza parenchimatikus szövetből áll, amely keményítőt, zsíros- és illóolajat, valamint gyantát raktározhat. Gyakran válnak ki a gyökérkéreg sejtjeiben növényi kristályok is. A gyökérszőrös zóna lekopása után az elsődleges kéreg külső, vagy – különösen az egyszikű növényeken – néhány külső sejtsora ún. *exodermisszé* alakul. Ezeknek a sejteknek a falába paraanyagból álló réteg (néha lignin) rakódik, ezáltal az exodermisz mint védőréteg övezi a gyökér belsőbb szöveteit. Az exodermisz egyes sejtjeinek falában egyáltalán nem, vagy csak később rakódik le paraanyag; ezek a sejtek mint áteresztő sejtek működnek. Az exodermisz bizonyos fokú áteresztő képességére utal az is, hogy még a parásodott falú sejtek is sokáig működőképesek, vagyis plazmájuk nem pusztul el.

Az elsődleges kéreg gyakran külső és belső kéregre tagolódik. A külső kéreg szövetei rendszerint apróbb, szorosabban álló sejtekből állnak, míg a belső kéreg laza, sok sejt közötti járatot tartalmazó, gyakran fajra jellemzően kialakuló szövetekből épül fel (86. ábra). A kéreg differenciálódásának mértéke a szövettáj élettartamával is összefügg. Másodlagosan vastagodó gyökerekben, ahol az elsődleges kéreg gyorsan leválik, a kéreg felépítése egyszerűbb. Az egyszikű növényeken, amelyeken az elsődleges kéreg hosszú életű – a szövetek kialakulása nagyon változatos lehet (87. ábra).

Az elsődleges kéreg legbelső sejtsora a sejtjeiben lezajló osztódások befejeződése után kéreghatárrá, ún. *endodermisszé* alakul. Az endodermisz a kialakulás szerint lehet elsődleges, másodlagos és harmadlagos. *Az elsődleges (primér) endodermisz* sejtfalai cellulózból épülnek fel, de a sejtek radiális és harántfalain összefüggő csík alakjában kémiailag még nem egészen tisztázott anyagokból álló réteg húzódik, az ún. *Caspary-csík*. A *Caspary-csík*ban eddig pektines protein komplexéből álló vegyületet, lignint, valamint szuberinszerű lipoid-anyagokat mutattak ki. Szövettani metszeteken általában a radiális falakon feltűnő pontok alakjában figyelhető meg, ezért Caspary-pontnak is nevezik (88. ábra). A gyökér további fejlődése során az endodermisz-sejtek falába paraanyagok rakódnak. Ez az elparásodott falú endodermisz a *másodlagos (szekunder) endodermisz*. Ennek sejtjei között mindig találhatók paraanyagokat nem tartalmazó áteresztősejtek.

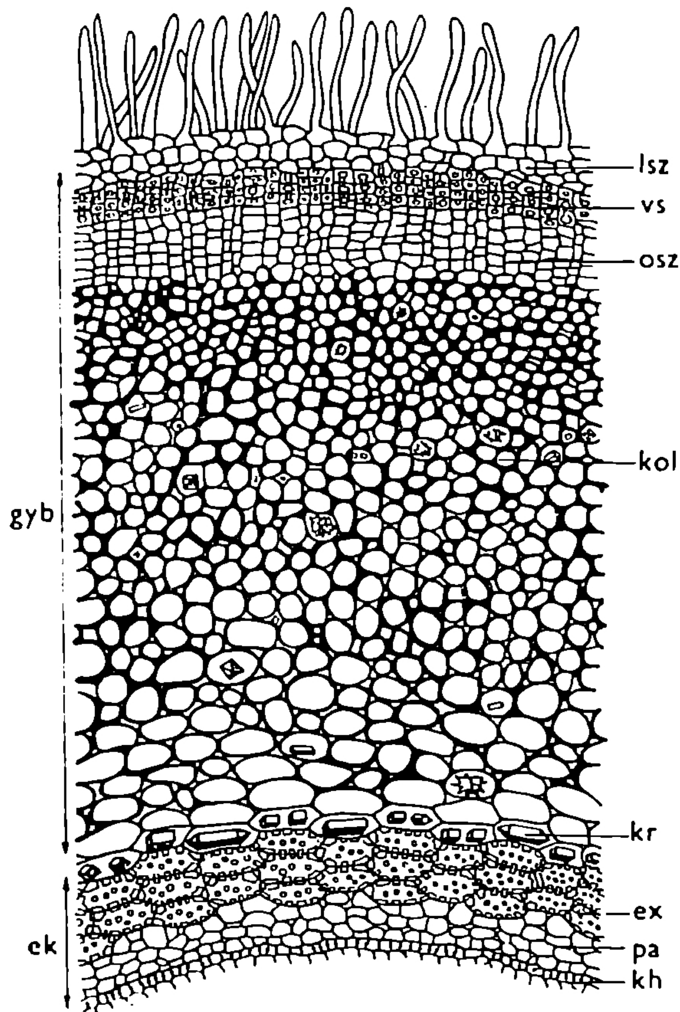


86. ábra. A kolokán külső és belső kérge; gys – gyökérsüveg; d – dermatogén; kk – külső kéreg; bk – belső kéreg

A szekundér endodermisz (89. ábra) a harasztok, a nyitvatermők és a zárvatermők gyökerében egyaránt előfordul. Jellemző rá, hogy egy ideig a gyökér másodlagos gyarapodását is követni tudja, mert sejtjei érintő irányban megnyúlnak, majd sugár irányú falakkal osztódnak. *Harmadlagos endodermisze* csak a zárvatermőknek, közülük is az egyszikűeknek van. A harmadlagos *(tercier)* endodermisz a másodlagos endodermiszből fejlődik olyan módon, hogy annak sejtfalaira vastag cellulózrétegek rakódnak, amelyek gyakran el is fásodnak (ilyenkor az endodermisz a védőszövet szerepét is betölti.) A harmadlagos endodermisz kialakulásakor ez a sejtfalvastagodás a sejt legnagyobb részére kiterjedhet, ezáltal *O* alakú lesz az endodermisz. Gyakoribb esetben azonban a vastagodás során a sejtek külső érintő irányú fala vékony marad, ezáltal *U* alakú endodermisz jön létre (90. ábra).

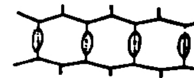
A kéreghatártól a szállítószövet-rendszerig terjedő szövettáj a perikambium, amelynek sejtjei vékonyfalúak, szorosan záródnak és nagy plazmatartalmúak. Ennek a szövettájnak a gyökér további szerveződése folyamán, mint ahogy később látni fogjuk, fontos szerepe van. A perikambium többnyire csak egy-sejtsor szélességű, de különösen a nyitvatermőkben és az egyszikűekben több-sejtsoros is lehet. A kétszikű növényekben viszont előfordul, hogy az egy-sejtsoros perikambium vagy a háncs, vagy a fanyalábok fölött kiszélesedik. Idősebb egyszikű növényekben a perikambium el is fásodhat.

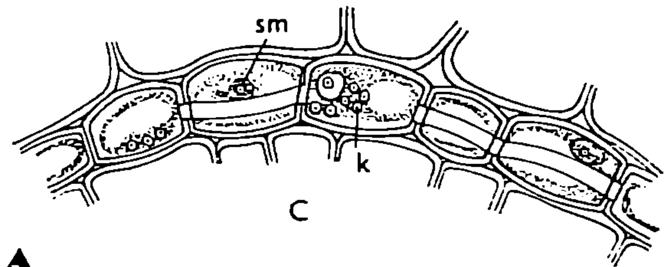
A központi henger perikambiumon belüli szövettája a tenyészőkúp pleroma magjából alakul. A pleroma iniciálisai felett a pleroma mag parenchimatikus sejtekből áll, amelyek



◀ *87. ábra.* A filodendron-léggyökér módosult bőrszövet-eredetű gyökérburkának és elsődleges kérgének szöveti szerkezete: ek – elsődleges kéreg; gyb – gyökérburok; kh – kéreghatár; pa – parenchima-szövet; ex – vastagodott falu exodermisz; kr – kristálytartó réteg; kol – kollenchima-szövet; osz – osztódó szövet; vs – vastagodott falú sejtek; lsz – levegőtartó, ill. felvevő szövet

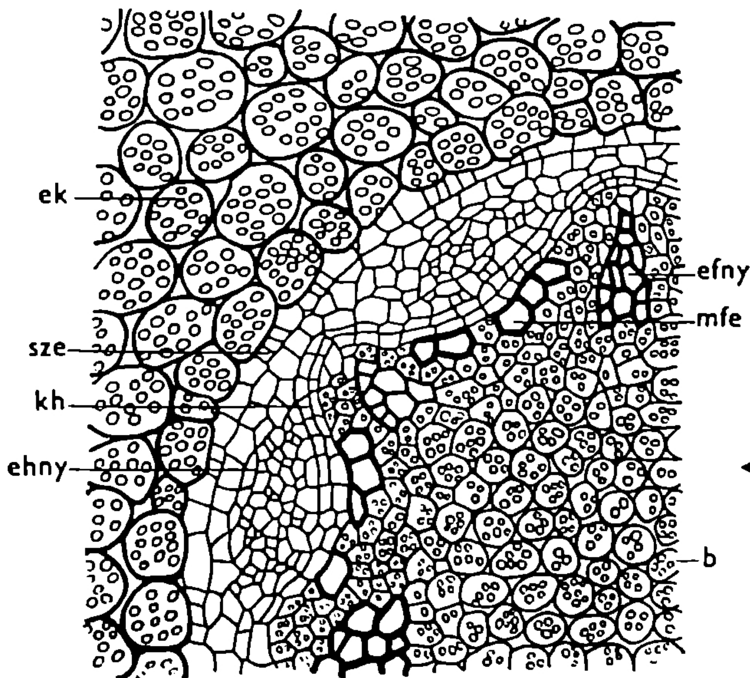




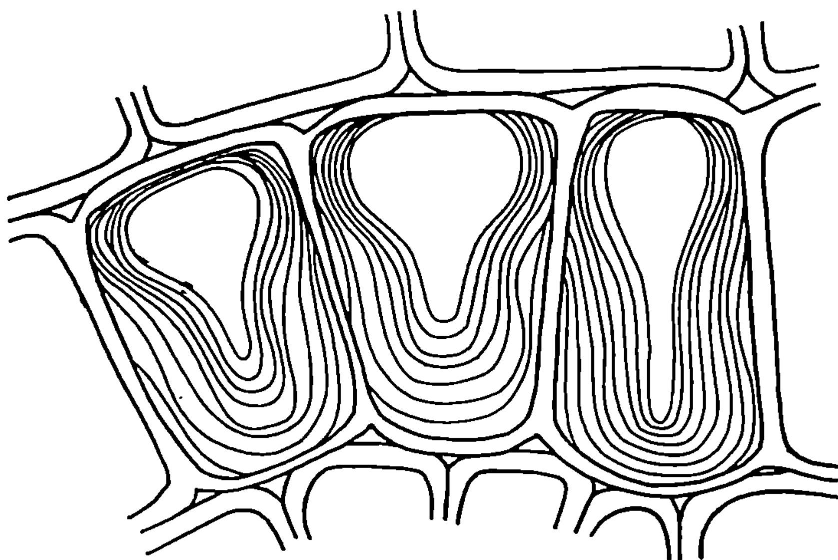


▲

88. ábra. A, B – *Caspary*-csíkos endodermisz vázlatos ábrázolása: A = endodermisz-sejt radiális és harántfalain húzódó *Caspary*-csík; B – az endodermisz keresztmetszete; C – a salátaboglárka *Caspary*-csíkos endodermisze: sm – sejtmag; k – keményítő



◀ *89. ábra.* A mezei macskagyökér raktározógyökér-keresztmetszetének részlete a vastagodás kezdetén: ek – elsődleges kéreg; sze – szekunder endodermisz; hk – hullámos kambium; ehny – elsődleges háncsnyaláb, efny – elsődleges fanyaláb, mfe – másodlagos faelemek, b – bél



90. ábra. Harmadlagos („U" alakú) endodermisz keresztmetszete

azután akropetáris irányban differenciálódnak, vagyis a kialakult szállítóelemek folyamatosan a tenyészőkúppal ellentétes irányba tolódnak. A faelemek kialakulása tulajdonképpen a középponttól kifelé indul meg, de mivel az állandósulás és a sejtfalak vastagodása a perikambiummal szomszédos sejtekben kezdődik, és a központ felé halad, így kialakulásukat centripetális irányúnak mondják. Az első állandósult faelemek az ősi faelemek *(protoxilém)*, míg az ezután állandósuló faelemeket, amelyek azonban még a gyökér elsődleges kialakulása során jöttek létre, elsődleges faelemeknek *(metaxilém)* nevezik. Jellemző a gyökér szállítószövet-rendszerének a kialakulására, hogy bár a háncselemek kezdeményei sok faj egyedein előbb jelennek meg az összes gyökér-szállítóelem közül az ősi faelemek állandósulnak először. A vízszállítást végző elsődleges faelemek közül a zárvatermőkre jellemző a vízszállító sejt *(tracheida)* mellett a vízszállító cső *(trachea)* megjelenése. A nyitvatermőkben és a harasztokban a vízszállítást többnyire csak vízszállító sejtek végzik. Az ősi faelemekre jellemző, hogy kisebbek és szűkebb üregűek, mint az elsődlegesek.

A háncselemek közül az ősi háncselemek *(protofloém)* anyasejtjei differenciálódnak, majd állandósulnak először közvetlenül a perikambiummal határos sejtsorban, mégpedig mindig a faelemektől legtávolabb eső sejtekben. Az ősi, majd az elsődleges háncselemek *(metafloém)* kialakulása centripetális irányú. A zárvatermők elsődleges gyökerében leggyakrabban rostacsövek kísérősejtekkel és háncsparenchima, míg a harasztok és nyitvatermőkében rostasejtek és háncsparenchima differenciálódik.

A fiatal gyökerekre jellemző sugaras (radiális) szimmetria a gyökér nyalábjainak elrendeződéséből adódik. A háncsnyalábok a perikambiummal határosan sugarasan helyezkednek el, és ezekkel váltakoznak a sugaras fanyalábok. A gyökérben mindig a vízszállítást végző faelemek vannak túlsúlyban a kész tápanyag-szállítást végző háncselemekkel szemben. Az egyszerű fanyalábok vagy a központi henger külső részén futnak – ilyenkor bélszövet található a gyökér központjában – vagy gyakran összeköttetésben vannak egymással, ilyenkor azonban a bélszövet hiányzik.

A nyalábok száma általában a központi henger szélességével van összefüggésben. A fanyalábok száma szerint a gyökér lehet kevés- *(oligarch)* vagy többsugarú *(poliarch)*. A kétszikűek, a nyitvatermők és a harasztok általában kevéssugarúak, mégpedig leggyakrabban kétsugarúak *(diarch)*, az egyszikű növények gyökerei viszont általában soksugarúak, a pálmák hajtáseredetű gyökere pl. 100 sugarú is lehet. A fasugarak száma növényi fajokra, gyakran egész családokra jellemző, de ugyanabban a gyökérben a tenyészőkúptól a gyökértesten felfelé haladva a központi henger szélesedésével számuk növekedhet.

A gyökérszőrös zónának a felső szakaszán, tehát a gyökérszőrök lekopása fölött indul meg a gyökerek elágazódása, vagyis az *oldalgyökér-képződés*. Az oldalgyökerek akropetális sorrendben fejlődnek, szerveződésükre jellemző, hogy kialakulásuk a központi hengerből

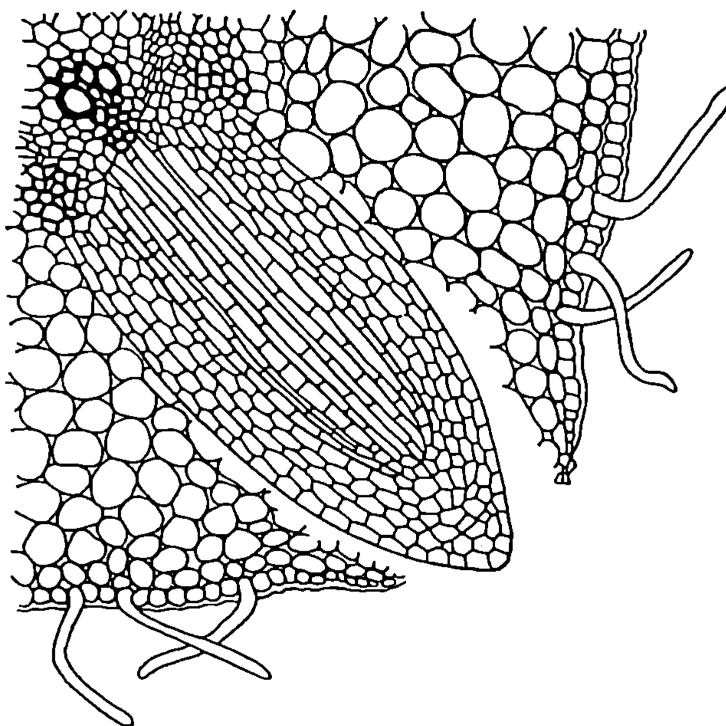
indul ki, vagyis az oldalgyökerek belső, endogén eredetűek. A nyitvatermők és a zárvatermők oldalgyökerei a központi henger legkülsőbb sejtsorából, a perikambiumból erednek, ezzel szemben a harasztoké többnyire az endodermiszből.

A perikambium néhány sejtje először a felülettel párhuzamos, majd arra merőleges falakkal osztódik, ezáltal osztódó szövetből álló kezdemény jön létre, amely további szerveződés során az anyagyökér kérgét átszakítva tör ki belőle (91. ábra). Az oldalgyökérkezdemény kialakulása során, még az anyaszöveten belül szabályos gyökértenyészőkúppá szerveződik, és a gyökerekre jellemző gyökérsüveget is fejleszt. Az anyagyökérből történő kilépés után tenyészőkúpja fölött kialakul a gyökérszőrös zóna is, e fölött pedig újabb – most már másodrendű – oldalgyökerek fejlődhetnek.

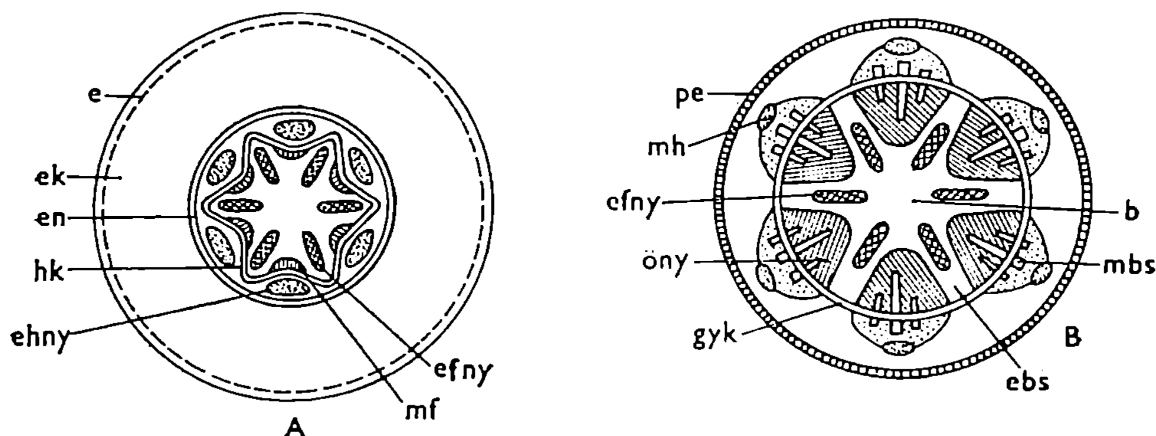
A gyökerek szerveződésével párhuzamosan természetesen a növény föld feletti részei is továbbszerveződnek, vagyis egyre több levél keletkezik. A növénynek egyre több vízre és abban oldott sókat van szüksége, amit a gyökérben kialakult elsődleges szállítóelemek már nem képesek továbbítani. Ilyenkor az ún. főgyökeret fejlesztő növényekben megindul az újabb szállítóelemek kialakulása, vagyis *a gyökér másodlagos vastagodása.* Azoknak a növényeknek viszont, melyeknek főgyökérrendszere egyáltalán nem fejlődik (harasztok), vagy csak jelentéktelen és hamar elpusztul (egyszikűek), — a főgyökerük funkcióit *hajtásból eredő gyökerek* látják el, amelyeknek a száma a növény növekedésével gyarapodik A hajtás-eredetű gyökerek túlnyomó többsége szintén belső (endogén) származású, vagyis a hajtás központi hengeréből ered. Ezek a gyökerek nem, vagy alig vastagodnak meg.

A főgyökérrendszert fejlesztő növények (a nyitvatermők, valamint a zárvatermők közül a kétszikűek) gyökerei jellegzetes *másodlagos gyarapodást* mutatnak. A gyökerek szöveteinek gyarapodását másodlagos osztódó szövet, az ún. *hullámos kambium* végzi. Kialakulásakor az elsődleges gyökér egyszerű szállítónyalábjai között futó alapszövet visszanyeri osztódóképességét – oly módon, hogy először a háncsnyalábok alatt, majd a bélsugarakban, végül a fanyalábok fölött (a perikambiumban) összefüggő, hullámos lefutású másodlagos osztódó szövet alakul (92/A és 89. ábra).

Ennek a hullámos kambiumnak az elsődleges háncsnyalábok alatti szakasza a legszélesebb, míg a fanyalábok fölött a perikambiumban elkeskenyedik. A hullámos kambium működése – a kialakulásának megfelelően – a háncsnyalábok alatt indul meg és itt is a leggyorsabb. Befelé gyors ütemben másodlagos faelemeket, kifelé az elsődleges háncsnyalábot maga előtt tolva másodlagos háncselemeket fűz le. Az elsődleges fanyalábok fölött futó kambiumrészlet sokkal lassabban fűzi le a parenchimatikus alapszövetet, amely az elsődleges fanyalábokat maga előtt tolva a bél irányába nyomja be. A hullámos



91. ábra. A lóbab anyagyökeréből kitörő oldalgyökere



92. ábra. A gyökér másodlagos vastagodása (lágyszárú növényeken vázlatosan): A – a másodlagos vastagodás kezdete; B – erőteljesen vastagodott gyökér keresztmetszete; e – exodermisz; ek – elsődleges kéreg; en – endodermisz; hk – hullámos kambium; ehny – elsődleges háncsnyaláb; efny – elsődleges fanyaláb; mf – másodlagos fa; pe – periderma; mh – másodlagos háncs; öny – összetett nyaláb; gyk – gyökérkambium; ebs – elsődleges bélsugár; mbs – másodlagos bélsugár; b – bél

kambium az egyenetlen működése következtében rövidesen gyűrű alakúvá válik; ettől kezdve *gyökérkambium*nak nevezik. A gyökér másodlagos vastagodásának kezdetén és olyan lágyszárú növények gyökereiben, amelyekben a vastagodás nem nagyfokú, ez a kialakult szerkezet továbbra is megmarad. Vagyis a másodlagos vastagodás során az elsődleges, egyszerű háncsnyalábokhoz csatlakozva a hajtás szállítószöveteihez hasonló összetett nyalábok jönnek létre, amelyeknek a háncs- és farésze között gyökérkambium fut. Ezeket az összetett (kollaterális nyílt) nyalábokat bélsugarak szakítják meg, amelyeknek a béllel határos részein az egyre beljebb tolódó elsődleges egyszerű fanyalábok utalnak a gyökér eredeti szerkezetére (92. ábra, B).

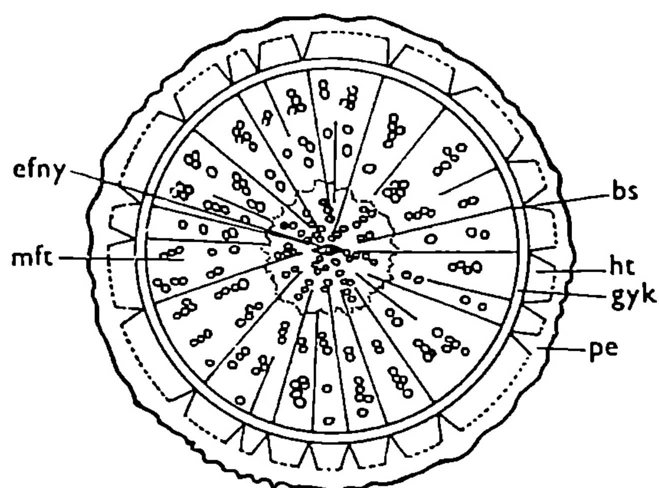
Ilyen kisebb fokú vastagodás esetén a gyökér endodermisze radiális osztódással követi a központi henger szélesedését, míg a kéreg parenchimatikus sejtjei megnyúlnak. A gyökérszőrök eközben leszakadoznak és exodermisz, sőt egyes esetekben a kéreg külső sejtsoraiból másodlagos bőrszövet (*periderma*) is kialakulhat. Abban az esetben, ha a vastagodás gyors és igen nagymértékű, – a központi henger gyors szélesedése következtében az egész kéreg, majd az endodermisz is leszakadozik. Eközben a perikambiumnak azok a részletei, amelyek a hullámos kambium kialakításában nem vettek részt, visszanyerik osztódóképességüket, majd összefüggő osztódógyűrűvé alakulva (*parakambium)* a központi henger külső részén másodlagos bőrszövetet hoznak létre. Ez, a perikambiumnak már állandósult sejtjeiből az osztódás újbóli megindulásával létrejövő másodlagos merisztémagyűrű a gyökér esetében rendszerint két irányba fűz le szöveteket (dipleurikus működés). A kifelé sugaras sorokba lefűzött sejtek fala elparásodik, s innen származik ezt a paraszövetet létrehozó merisztémának a parakambium elnevezése is. A parakambium befelé vékony falú sejtekből felépülő, széles alapszövetet hoz létre. Ez a három szövettáj – paraszövet, parakambium és alapszövet – együtt alkotja a másodlagos bőrszövetet: a peridermát (93. ábra).

A perikambiumnak tehát a gyökér szerveződése során három lényeges funkciója is van, mert ahogy láttuk: 1. a perikambium osztódásával indul meg az oldalgyökerek képződése; 2. a perikambiumnak az egyszerű fanyalábok fölötti szakasza részt vesz a hullámos kambium létrehozásában; 3. az erősen vastagodó gyökerekben a perikambiumból alakuló parakambium hozza létre a gyökér másodlagos bőrszövetrendszerét.

Az erőteljesen vastagodó – főleg fásodó szárú – növények gyökerei esetében a szállító-

szövet-rendszer, amely a vastagodás kezdetén összetett nyalábos szerkezetet mutat, az elsődleges bélsugarak összenyomódása következtében rövidesen összefüggővé válik. Ilyenkor egy keskeny, összefüggő háncsrész alatt, a gyökérkambiumon belül széles, összefüggő fatest alakul, amelyben a gyökérkambium által létrehozott másodlagos bélsugarak tagolják a fatestet. Ez a fatest emlékeztet a fásodó szárú növények hajtásának a fatestére, ezért közelebbi ismertetésére ott kerül sor. Ezen a másodlagos fatesten belül azonban a gyökereknél mindig megtalálhatók, kevésbé vagy jobban összenyomódva, az elsődleges gyökér egyszerű fanyalábjai, amelyeknek a felismerése nagyon lényeges a gyökerek szövettani azonosításakor. A 93. ábrán egy másodlagosan vastagodott beléndekgyökér figyelhető meg, amelyen már kialakult a másodlagos bőrszövetrendszer, alatta pedig az aránylag keskeny háncstest, amelyben a másodlagos bélsugarak tölcsérszerűen kiszélesednek. A gyökérkambiumon belül a gyökérre jellemző széles másodlagos fatest következik, amelyben a gyökérkambiumhoz közelebb fekvő szövettájban — főleg farostokba ágyazva – helyezkednek el a szállítóelemek, míg beljebb parenchimatikus szövetbe. Középen megfigyelhető az egymással érintkező két kis elsődleges egyszerű fanyaláb, a gyökér tehát elsődleges kialakulása során kétsugaras *(diarch)* szerkezetű volt.

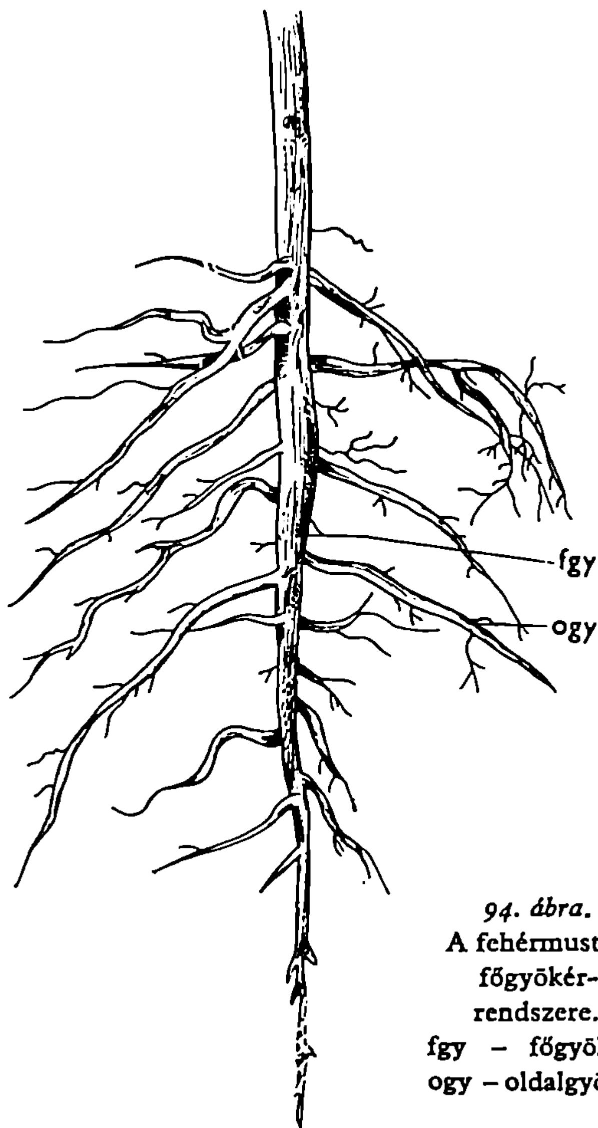
A másodlagosan vastagodó gyökerek kialakulása fajra jellemzően nagyon változatos lehet, és mindig tükrözi a szerkezet és működés között fennálló kapcsolatot. A szilárdító gyökerekre jellemző pl. a nagy tömegű rost kialakulása, míg sok, több évig élő lágyszárú növény gyökere mint áttelelő szerv működik, és nagy tömegű parenchimatikus szövetében tartaléktápanyagokat raktároz. Ilyen raktározásra módosult gyökere van a cukorrépának, amely az eddig ismertetett vastagodástól teljesen eltér. Az eredetileg két egyszerű fa- és háncsnyalábot tartalmazó gyökér másodlagos vastagodásának megindulásakor a perikambium kezd osztódni, és befelé fát, kifelé háncsot hoz létre, emellett pedig nagy tömegű parenchimát is. Még ennek a perikambiumból alakult kambiumgyűrűnek az osztódása közben, az általa létrehozott háncsrészben újabb kambiumgyűrű jön létre amely befelé ismét fát, kifelé háncselemeket, ezeknél pedig sokkal nagyobb tömegben raktározó parenchimát fűz le. Az új háncsban most már egy harmadik kambiumgyűrű alakul és működik az első kettőhöz hasonlóan, ezután pedig a jellegzetes szerveződés tovább folyik. *(Polikambiális* vastagodás.) Így végül is a létrejött kambiumgyűrűkkel megegyező számú koncentrikus körben, nagy tömegű parenchimába ágyazva fa- és háncselemek jönnek létre. A répagyökér tehát a szállítás mellett elsősorban raktározó feladatot végez.



93. ábra. A beléndek erőteljesen vastagodott gyökerének keresztmetszete, vázlatosan: pe – periderma; ht – háncstest; gyk – gyökérkambium; bs – bélsugár; mft – másodlagos fatest; efny – elsődleges fanyaláb

A gyökér belső alaktani szerveződésével kapcsolatban már szóba került két fő működése: a víz és ásványi tápanyagok felszívása, valamint a növény rögzítése. Újabb vizsgálatok szerint a gyökerek részt vesznek az ún. másodlagos (szekunder) anyagok szintézisében is. A gyökér az említett funkciókon kívül még más, különböző feladatokra is módosulhat, elsősorban a raktározásra. A különböző feladatok elvégzésére kialakuló módosulás mindig a belső és külső felépítés jellegzetes változását vonja maga után. A módosult gyökerek bemutatása előtt ismerkedjünk meg a (gyökér fő funkcióit végző) gyökérrendszerek alaptípusaival.

A hasonló funkciót végző gyökerek belső felépítésük főbb jellemvonásaiban – amint már láttuk – megegyeznek. A külső felépítésben szintén kialakulnak lényeges közös vonások, amelyek alapján a gyökérrendszereket két alaptípusba: a főgyökérrendszerre és mellékgyökérrendszerre oszthatjuk. Mindkét típusra általánosan jellemző, hogy leveleke, nem fejleszt. A gyökerek a csírázás során már jóval nagyobbak, mint a föld feletti szervek, s ez a jellemvonás a későbbi fejlődés során is felismerhető, mert a legtöbb növény gyökere jóval nagyobb, mint föld feletti hajtása. A gyümölcsfák gyökérrendszerének átmérője pl. 3—5-ször nagyobb, mint a lombkoronáé. Újabb vizsgálatok szerint pl. az őszi rozs összes gyökereinek hossza 623 km-t is elérhet.

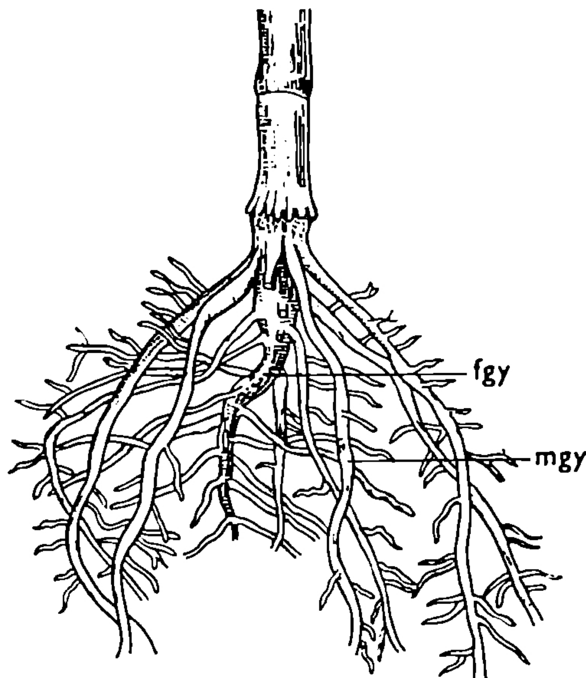


94. ábra.
A fehérmustár főgyökérrendszere.
fgy – főgyökér;
ogy – oldalgyökér

A főgyökérrendszert (allorhizás gyökérrendszer) erősebb főgyökér és ebből elágazó oldalgyökerek alkotják (94. ábra). A főgyökér közvetlenül a gyököcske, majd a csiragyökér továbbszerveződése során alakul ki, és a gyökér egész élete folyamán megmarad. A főgyökérnek közvetlenül a hajtásrendszerhez kapcsolódó szakasza a gyökérnyak – itt rendeződik át a gyökér szállítószövet-rendszere a hajtás szállítószövet-rendszerévé. A gyökérnyak a gyökértestben folytatódik (amely fajonként nagyon változatos alakú lehet), és elvékonyodva a gyökércsúcsban, vagyis a gyökér tenyészőkúpjában végződik. A főgyökér növekedése korlátlan, jellemző rá, hogy mindig a föld középpontja felé *pozitív geotroposan* növekszik. A növekedés nyúlási zónája azonban csak a tenyészőkúp fölötti 4—5 mm hosszúságra terjed, ez megakadályozza a talaj ellenállásának hatására bekövetkező erős elgörbülést.

A főgyökér mindig elágazik, vagyis oldalgyökereket (oldalágakat) fejleszt, amelyek endogén eredetűek, vagyis a központi henger perikambiumából származnak. Az oldalgyökerek a fiatal főgyökérből legtöbbször az elsődleges

fanyalábok irányában erednek, így a fanyalábok számának megfelelően kettő vagy több hosszanti sor mentén *(ortostihon)* ágaznak ki. Fejlődési sorrendjük a gyökér csúcsa felé haladó *(akropetális)*, vagyis a csúcs közelében helyezkednek el a legfiatalabb és legrövidebb, a csúcstól távolodva pedig a fokozatosan hosszabb és idősebb gyökérágak. A főgyökérből kilépő ún. elsőrendű oldalgyökerek először vízszintesen vagy rézsútosan nőnek a talajban, és csak később válnak pozitív geotropossá. Az elsőrendű oldalgyökerek a főgyökérhez hasonlóan tovább elágaznak másod-, harmad-, negyedrendű oldalgyökérré, ezáltal nagymértékben nő a vízfelszívó felület és a növény egyre erősebben rögződik a talajban.



95. ábra. A kukorica mellékgyökér-rendszere: fgy – főgyökér; mgy – mellékgyökér

A mellékgyökér-rendszer (homorrhizás gyökérrendszer) hajtásból, ritkán levelekből eredő, hozzávetőleg egyforma fejlettségű, elágazó gyökerekből áll. Elsődlegesen kialakult mellékgyökérrendszer csak a harasztok törzsében fordul elő, ahol – amint már említettük – a csíra csak egypólusú, mert már a legelső gyökér hajtás-eredetű. A magvas növények csírájára jellemző, hogy a hajtáspólus mellett gyökérpólus is kialakul. A gyököcskéből először mindig kialakul a főgyökér, ez azonban sok fajon csak gyenge, és korán el is pusztulhat; ilyenkor másodlagosan alakul ki a mellékgyökérrendszer. Másodlagosan kialakult mellékgyökérrendszer főleg az egyszikű növényekre jellemző, de előfordulhat kétszikű növényeken és a nyitvatermőkön is, főleg olyan fajokon, amelyeken kúszószárak vagy földbeni hajtások alakulnak. A hajtás-eredetű gyökerek többnyire a hajtás szárcsomóiból *(nódusz)* vagy a levél eredése alatt – ritkábban fölötte – erednek, endogén módon a központi henger külsőbb szövettájaiból. A legtöbb egyszikű növény hajtás-eredetű gyökere a levelek eredése fölött ágazik ki a szárból. A kukoricán pl. a gyököcskéből kialakul a főgyökérrendszer, de közben már a csírázás során megkezdődik a hajtás-eredetű gyökerek fejlődése. A továbbiak során a főgyökérrendszer elsatnyul, míg a hajtás alsóbb nóduszaiból számos kb. egyforma hajtás-eredetű gyökér fejlődik (95. ábra), amelyek elágaznak, és a növényt a talajba rögzítik, azonkívül a tápanyagfelvétel funkcióját is nagyrészt átveszik a főgyökértől. Hajtás-eredetű gyökér fejlődhet más fajokon a szártagból *(internódium)* is.

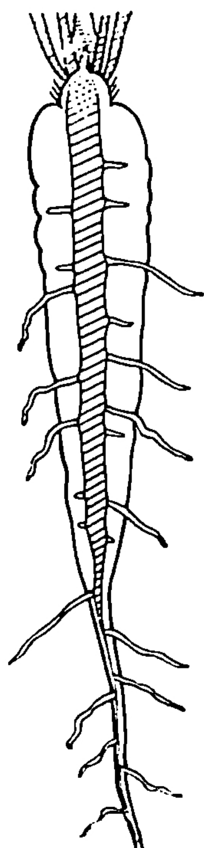
A fő- és mellékgyökérrendszeren belül a növények gyökerei a változó környezeti tényezők hatására és a különféle funkciókhoz való alkalmazkodás során különbözőképpen módosulhatnak. Leggyakrabban a tápanyagok raktározására – főleg az áttelelő lágyszárú növényeken – módosulnak. Kétszikű növényekre jellemző a *répagyökér* kialakulása; itt a tápanyagok a főgyökérben raktározódnak. A répagyökér a gyökérnyaknál vastagszik meg a legerősebben, a csúcsa felé haladva fokozatosan keskenyedik, s általában orsó alakú. Répagyökér csak másodlagos vastagodás során alakul ki, és kialakításában olykor csak maga a főgyökér vesz részt (sárgarépa 96. ábra). Más növényeknek a főgyökere mellett a sziklevelek alatti *(hipokotil)* szárrész is megvastagszik.

A mellékgyökérrendszer módosulásából alakulnak a gumós gyökerek (pl. a dáliáé; l. I. köt. 278. old., 211. ábra). Ezek tápanyag-raktározása a gyökér elsődleges kialakulása korán következik be, tehát még a hossznövekedés idején. A raktározott tápanyagok azon-

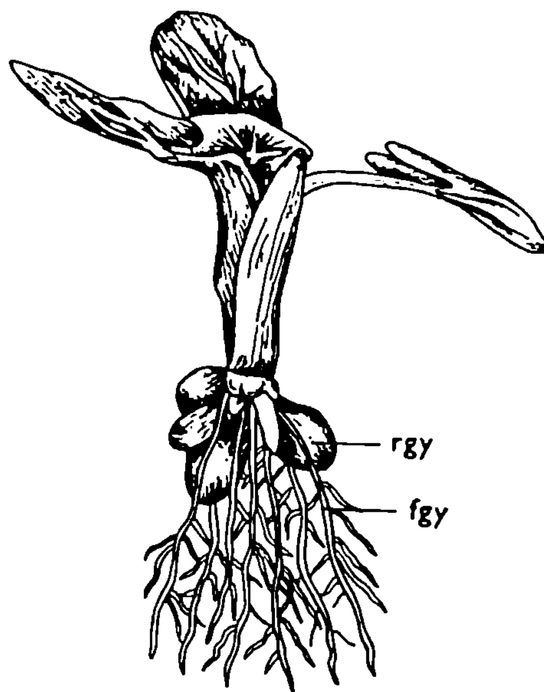
ban csak a gyökér felső harmadában halmozódnak fel, míg a gyökerek alsó szakasza a felszívást és a támasztást végzi. Más fajokon a különböző működésre ugyanazon a növényen eltérő kialakulású gyökerek *(heterorrhizia)* szerveződnek (97. ábra). A raktározásra módosult gyökér csak raktároz és még oldalgyökereket sem fejleszt, míg az egyed többi gyökere, a szokásos módon kialakulva, felszívást és szilárdítást végez.

A *húzógyökerek* főleg tőrózsás évelő növényekre jellemzők. Ezek kialakulásuk után egyes részleteiket 10–70%-kal megrövidítik, ennek következtében a növény föld feletti részét kicsit a talajba húzzák, ezáltal a levélrózsa mindig a talaj felszínén marad. A húzógyökerek a rajtuk látható haránt irányú ráncolódásokról könnyen felismerhetők.

Támasztógyökerek elsősorban egyszikű növényeken fejlődnek, különösen a meleg égövi fajokon (*Pandanus*, pálmák), de kisebb támasztógyökerek hazai fajokon, pl. a kukoricán is kialakulhatnak. A támasztógyökerek nagy vastagságot is elérhetnek, mert szöveteik – mint általában az egyszikűeké – elsődleges kialakulás során jönnek létre, és szilárdságukat nagy tömegű rost biztosítja. Támasztógyökér általában csak olyan növényeken jön létre, amelyeknek a lombkoronájához viszonyítva gyönge a hajtástengelyük *(Ficus)*, vagy ellenkezőleg, a nagyon erősen fejlett hajtástengelyt támasztják pl. a kukoricánál. A trópusokon számos olyan faj él, amelynek hatalmas támasztógyökerei olykor több méter vastagságot is elérhetnek. Előfordul, hogy a hajtástengely alsó része el is korhad, s az egész növényt ezek a gyökerek tartják. Ilyen feltűnően vastag támasztógyökerek az ún. mangrove-vegetációt képező fajokon (elsősorban mocsarakban) alakulnak ki. A mangrove vegetációt képező növények feltűnően vaskos támasztógyökerei másodlagosan is vastagodnak.



96. ábra. A sárgarépa megvastagodott főgyökerének hosszmetszete



97. ábra. A salátaboglárka eltérő kialakulású gyökerei: rgy – raktározásra módosult gyökér; fgy – felszívó és szilárdító gyökér

Jellegzetes módosult gyökeret fejlesztenek az ún. fán lakó (epifita) növényekhez tartozó trópusi kosbor- *(Orchidea-)* félék. Egyes fajaikon a támasztógyökereken kívül a levegőben szétterülő ún. *valódi léggyökerek* fejlődnek, amelyeket spirálisan vastagodott élettelen sejtek borítanak. Ez utóbbiak képesek a levegő víztartalmát felvenni, és a belső szövetekbe továbbítani. Más fajokon lapos, szalagszerű gyökerek alakulnak, ezeknek az aljzathoz (szubsztrátumhoz) simuló oldalukon gyökérszőrök fejlődnek, amelyek felszívást végeznek, míg a felső oldal megzöldül és asszimilál. Azokon a fajokon, amelyeknek a levelei visszafejlődtek, a teljes asszimilálást ezek a gyökerek látják el.

A trópusi mangrove-vegetációban élő fajokra jellemzők az ún. *légzőgyökerek*, amelyek föld alatti gyökerekből vagy hajtásokból felfelé nőnek (negatív geotropikusan), és a mocsárból kiemelkedve, a növények gázcseréjét biztosítják.

A *szívógyökerek* kialakulása az élősködő (parazita) növényekre jellemző, amelyek a gazdanövény szállítószövet-rendszerébe nőve a tápanyagot elszívják.

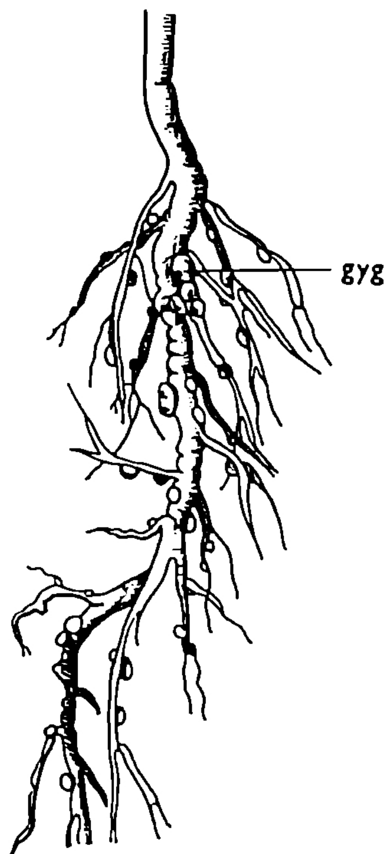
A *gyökértövisek* egyes pálmafajok oldalgyökereiből alakulnak, olyan módon, hogy a szöveteket felépítő sejtek fala már a tenyészőkúpon is nagymértékben elfásodik, és szúróssá válik.

A *kapaszkodó gyökerek* a kúszónövényekre jellemzők, amelyeken a szokásos felszívást és szilárdítást végző gyökereken kívül kapaszkodó gyökerek is fejlődnek. Ezek segítségével a növény sziklákra vagy falakra, esetleg más növényekre kapaszkodik fel.

A fenyő csíranövényénél már szóba került a *gombás gyökér*, a *mikorrhiza*. Egyes gombafajok magasabbrendű növények gyökereivel szimbiózisban élnek olyan módon, hogy a gombafonalak a gyökér külsőbb szöveteibe hatolnak, és a hiányzó gyökérszőr munkáját átvéve biztosítják a víz és a benne oldott sók felvételét.

A *gyökérgümő* kialakulása a pillangós virágúak (*Papilionaceae*, *Fabaceae)* családjára jellemző. Ezek főgyökérrendszerére a talajból a gyökérszőrökön keresztül olyan baktériumok telepednek (*Rhizobium* fajok), amelyek a levegő szabad nitrogénjét lekötik. A baktériumok jelenlétének hatására a gyökérkéreg külső parenchima-rétegei fokozottabban osztódnak, így a gyökéren szabad szemmel is jól látható gümők keletkeznek (98. ábra). Ezekben a gümőkben élnek a baktériumok, amelyek a hasznosított nitrogén egy részét már a növény vegetációja során annak átadják, a gyökér beszántásával pedig a talaj nitrogéntartalmát növelik (zöldtrágyázás).

A szabályos módon és helyen eredő gyökereket összefoglaló néven *rendes gyökerek*nek nevezzük. Azok a gyökerek, amelyek nem szabályos módon és meghatározott helyen, hanem pl. idősebb gyökérből vagy sebzés következtében keletkező hormon hatására fejlődnek: *járulékos gyökerek*. Egyes fajok sebzett felületei (pl. letört ág vagy levél) hajlamosak sokszor gyökerek fejlesztésére, ezt a tulajdonságukat az ivartalan vagy vegetatív szaporításukra (gyökereztetés) gyakran felhasználják.



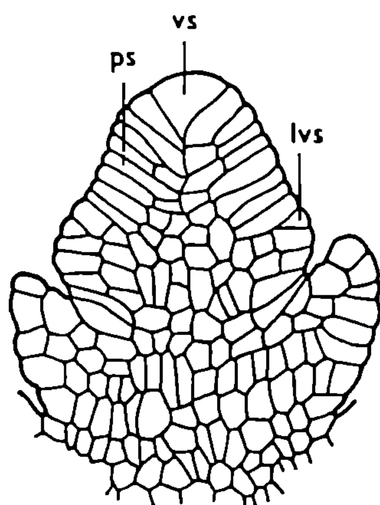
98. ábra. A borsó gümős főgyökérrendszere; gyg – gyökérgümő

Egyes kétszikű fajok gyökerein ún. *járulékos rügyek* is fejlődhetnek (pl. fűzfa, akác, orgona, málna, pitypang stb.), amelyekből föld feletti hajtások alakulnak. Ezek a gyökérből eredő hajtások a *gyökérsarjak vagy gyökérhajtások*. A gyökérsarjak szintén vegetatív szaporodást eredményeznek. Ezt a tulajdonságot néhány kultúrnövény szaporításában felhasználják olyan módon, hogy az anyanövényről levágott gyökérsarjakat elültetik. A gyomnövények gyökérsarjakkal való szaporodása viszont (mezei aszat, csobóka) a gyomok irtását nehezíti.

A HAJTÁSRENDSZER KIALAKULÁSA

A HAJTÁS TENYÉSZŐKÚPJÁNAK KIALAKULÁSA ÉS MŰKÖDÉSE

A hajtástenyészőkúp a hajtások csúcsán helyezkedik el, teljes egészében osztódó merisztematikus szövetekből épül fel, s ezek működése során jön létre a teljes hajtásrendszer. A hajtás tenyészőkúpja a csíra hajtáspólusán található, még kevéssé differenciált tenyészőkúpból, az ún. rügyecskéből *(plumula)* fejlődik ki. Felépítésében alapvetően különbözik a gyökér tenyészőkúpjától. A gyökérsüveghez hasonló védőszövet *(kaliptra)* nem alakul ki rajta, csúcsi részét (tenyészőcsúcs) tekintve viszont lefelé haladva fokozatosan nagyobbodó (akropetális sorrend), osztódó szövetből álló dudorok jönnek létre rajta, amelyek a hajtástenyészőcsúcsra borulva, azt beburkolják. Ezeknek a dudoroknak egy részéből a további fejlődés folyamán levelek alakulnak ki, ezek tehát a *levéldudorok vagy levélkezdemények*. A tenyészőcsúcstól távolodva, a levéldudorok hónaljában olyan dudorokat is megfigyelhetünk, amelyekből később oldalhajtások szerveződnek. Ezek tehát *hajtásdudorok*. Mind a levél-, mind a hajtásdudorok az oldalgyökerekkel szemben a hajtástenyészőkúp *külső* szövettájaiból, tehát *exogén módon* erednek — a növényre jellemző helyzetben.

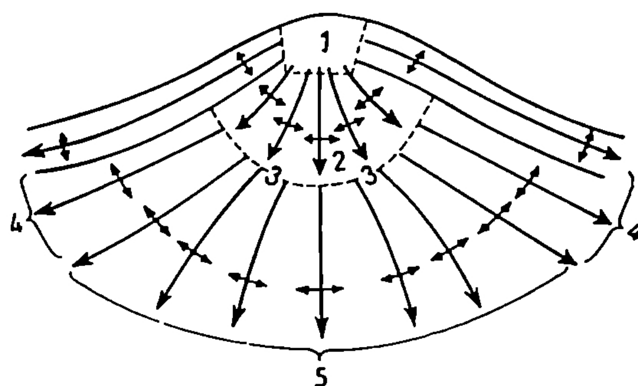


99. ábra. A mezei zsurló hajtástenyészőkúpja: vs – vezérsejt; ps – prizma-sejtek; lvs – levelet létrehozó vezérsejt

A hajtástenyészőkúp kialakulásának és működésének kutatása már több mint 100 évre tekinthet vissza. A törzsfejlődés alacsonyabb fokán álló sok harasztfaj hajtástenyészőkúpjának működése a tenyészőcsúcson elhelyezkedő egy vagy több vezérsejt osztódására vezethető vissza. A 99. ábrán jól megfigyelhető a hajtáscsúcs nagy tetraéder alakú vezérsejtje, amely osztódása során 3 oldalfalával párhuzamosan fűz le *prizmasejtek*nek nevezett utódsejteket. A vezérsejt a prizmasejtekkel együtt alkotja a tenyészőkúp csúcsi *(apikális)* osztódó szövetét, amely a hajtás szöveteit létrehozza. A csúcsi osztódó szövet közvetlen közelében kétmetszésű vezérsejtek jönnek létre, amelyek levéldudorokat hoznak létre, tehát levél-vezérsejtek.

A nyitvatermő növények hajtástenyészőkúpjának szerkezete alapvetően különbözik a harasztokétól. Itt ugyanis a legtöbb esetben a tenyészőkúp egymáson fekvő, osztódó sejtek rétegéből épül fel. Ezeknek a rétegeknek a felismerése és működésüknek a tisztázása alapján született meg az ún. *„zonációs elmélet"*.

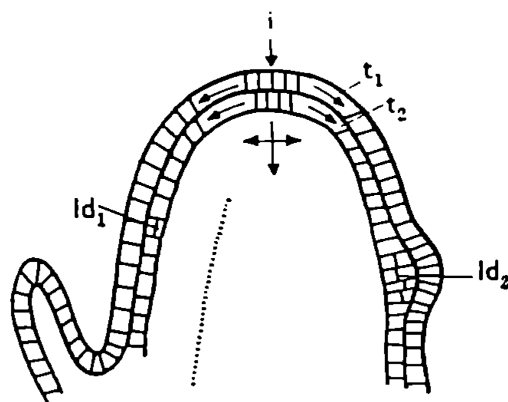
Eszerint a nyitvatermők tenyészőkúpjának szövetei a tenyészőcsúcson elhelyezkedő ún. csúcsi kezdősejtek (iniciálisok) csoportjából vezethetők le. Ezek két irányban osztódnak: 1. a felületre merőleges *(antiklinális)* osztódás során a felület nagyobbodása következik be, míg 2. a felülettel párhuzamos *(periklinális)* osztódások révén létrehozzák a központi vagy centrális anyasejt-csoportot. Ez az anyasejt-csoport minden irányban osztódva átmeneti zónát eredményez. Az átmeneti zóna szélső (perifériás) sejtjeinek további osztódása eredményeképpen a további szerveződés folyamán létrejön a hajtás külsőbb szövettája, az ún. elsődleges kéreg és a hajtás belsőbb szövettájának, az ún. központi hengerének egy része is. Az átmeneti zóna középső sejtjeinek az osztódása során a borda-merisztémának nevezett, a hajtástengellyel párhuzamos sejtsorok fűződnek le.



100. ábra. A nyitvatermő hajtástenyészőkúp zonációs felépítésének vázlatos ábrázolása: 1. csúcsi iniciális-csoport; 2. centrális anyasejtek zónája; 3. átmeneti zóna; 4. perifériás zóna, 5. bordamerisztéma

A borda-merisztémából alakul ki a hajtás bélszövete (100. ábra).

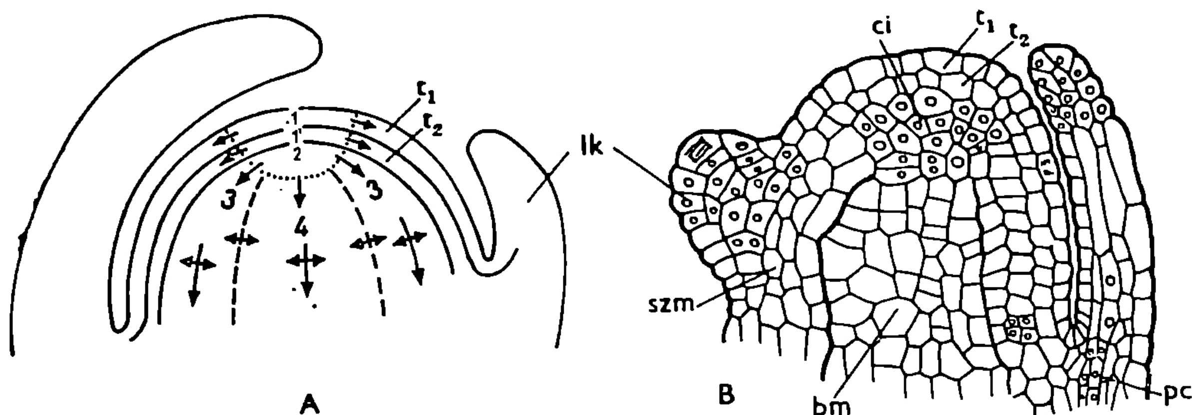
Nagy a különbség a harasztok és a nyitvatermők között a levéldudorok létrehozásában is. A nyitvatermőkön ugyanis a tenyészőcsúcs alatt a legkülső sejtsorban, vagyis a későbbi bőrszövetet létrehozó protodermában iniciálódnak a levéldudorok, 4—6 sejtből álló levéliniciális csoport kerülettel párhuzamos osztódásával. A levélkezdeményben lezajló további osztódások következtében a levéldudorok a tenyészőkúpból kiemelkednek.



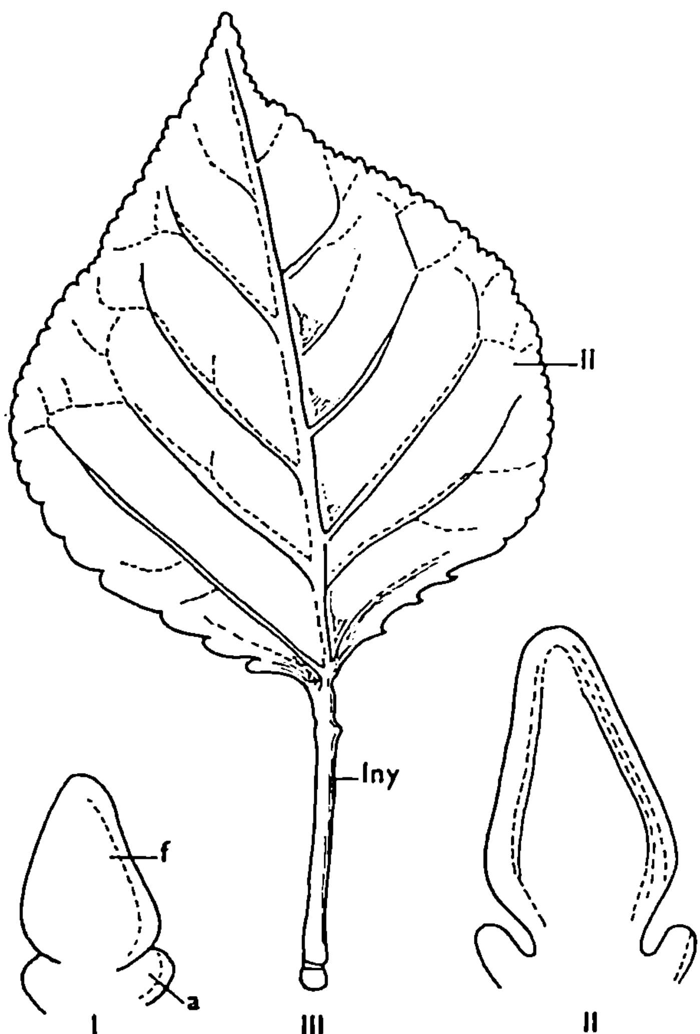
101. ábra. A tunika-korpusz-elmélet vázlatos ábrázolása: t_1, t_2 – kétrétegű tunika; i – a tunika és korpusz iniciálisai; ld_1 – levéldudor iniciálisa; ld_2 – fejlődő levéldudor

A zárvatermők hajtástenyészőkúpjának a felépítésére vonatkozóan *Hanstein* 1868-ban állította fel a nagyon általánossá vált ún. *hisztogén elméletét.* Eszerint a hajtástenyészőkúp a tenyészőcsúcson elhelyezkedő, még differenciálatlan ősmerisztéma alatt egymáson fekvő elsődleges merisztémasejtek rétegeiből áll. Ezek a rétegek: a bőrszövetképző *dermatogén,* a hajtás külső szöveteit (kéreg) létrehozó *periبléma,* és a központi szövettájat (központi henger) létrehozó *pleroma. Haberland* 1896-ban a hajtástenyészőkúpot felépítő elsődleges merisztémasejtek alakja, ill. helyzete szerint új elnevezéseket javasolt, mégpedig a *protodermát,* a *prokambiumot* és *alapmerisztémát.* A tenyészőkúpot borító protoderma szorosan záródó sejtekből áll, ebből alakul ki a hajtás fiatal bőrszövete (epidermisz). A hosszúra nyúlt sejtekből felépülő prokambium hozza létre a hajtás szállítószövet-rendszerét, míg a parenchimatikus alapmerisztémából alakul a hajtás alapszövetrendszere.

A zárvatermők hajtástenyészőkúpjának a szerkezetére vonatkozólag alapvetően új felfogást jelentett *Buder* és tanítványainak (1924) ún. *tunika-korpusz elmélete.* Eszerint a tenyészőkúpot többnyire kétrétegű tunika borítja (101. ábra). A tunika-rétegekre jellemző, hogy ezek a tenyészőcsúcson két egymást követő levéldudor iniciálódása közötti időben *(plasztokron)* csak a felületre merőleges (antiklin) falakkal osztódnak, tehát csak a



102. ábra. Kétsziküek hajtástenyészőkúp zonációjának A – vázlatos, B – részletes ábrázolása: t_1, t_2 – tunikarétegek; 1. a tunikarétegek iniciálisai; 2. corpus-iniciálisok zónája; 3. periferiás zóna (szegélymerisztéma); 4. bordamerisztéma; lk – levélkezdemény; ci – corpus-iniciálisok; szm – szegélymerisztéma; pc – prokambium; bm – bordamerisztéma



103. ábra. A lomblevél kialakulása: I–II. a levéldudor tagolódása; f – felső levélrész; a – alsó levélrész; III. kialakult levél; ll – levéllemez; lny – levélnyél

felületet növelik. A tunika-rétegek alatti, osztódó szövettömeg, az ún. *korpusz* sejtjei minden irányban osztódnak, tehát a tenyészőkúp tömegét növelik. Az újabb kutatások szerint azonban a korpusz nem egységesen alakul ki, mert a sejtek differenciálódása szerint bizonyos zónák különböztethetők meg benne. Ezek szerint a zárvatermő növények tenyészőkúpja is zónákra osztható (102. ábra). Első zónának a csak antiklinálisan osztódó tunika-rétegek tekinthetők, ez alatt a minden irányba osztódó korpusz-iniciálisok rétege található. A korpusziniciálisok szélső sejtjeiből vezethető le a szegély-merisztéma vagy perifériás merisztéma, míg a középső sejtekből az ún. borda-merisztéma. A hajtás szerveződése során a szegélymerisztéma utódsejtjeiből jön létre a hajtás elsődleges kérge (l. később) és a szállítószövetrendszert létrehozó prokambium, míg a nagyon lassan állandósuló borda-merisztémából a szár bélszövete.

A zárvatermők különböző fajain – kevés kivételtől eltekintve – a levéldudorok szerveződése nagyon hasonló. A levélkezdemény kialakulása a hajtáscsúcs alatt a második tunikarétegben indul meg egy, majd több felülettel párhuzamos (periklinális) osztódással (103. ábra). Ezt az osztódást a külső tunika-réteg (protoderma) csak a felü-

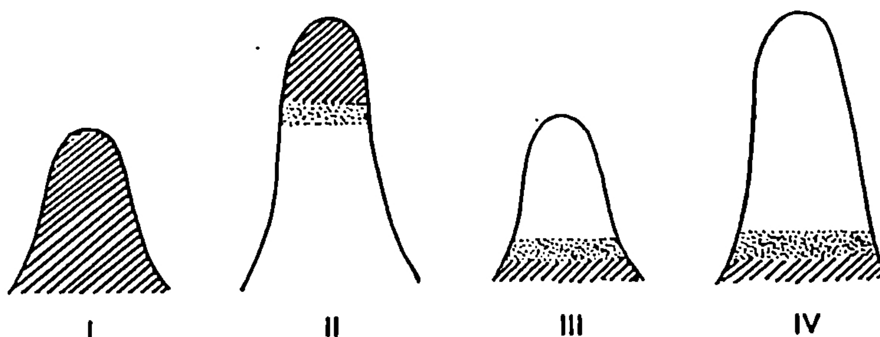
lettel merőleges (antiklinális) osztódással követi. A levélkezdemény további szerveződése során az osztódások átterjednek a korpusz külső sejtrétegeire is. A magvas növényekre jellemző oldalhajtások az oldalhajtás-kezdeményekből, vagyis a hajtásdudorokból jönnek létre. Ezek rendszerint a levélkezdeményektől eltérőleg a tenyészőkúptól nagyobb távolságra szerveződnek, többnyire már kifejlett levelek hónaljában, vagyis ott, ahol a hajtástengely szövetei már állandósultak. Az idevágó kutatások szerint azonban az oldalhajtás-kezdemények nem a már differenciálódott, állandósult szövetekből származnak. Ugyanis a fejlődő és differenciálódó hajtástengely levélhónalji tájaiban egy kis szövetcsoport megmarad az eredeti, a tenyészőcsúcson található viszonyoknak megfelelő, osztódóképes állapotban, amely a hajtás bizonyos fejlődési állapotának elérésekor kezd csak osztódni. Az oldalhajtás iniciálódása a korpusz külső rétegeiben a felülettel párhuzamos osztódásokkal indul meg, míg a kezdeményt borító tunika-rétegek csak a felületre merőlegesen osztódnak. Az oldalhajtás-kezdemény a további szerveződés során a főhajtás tenyészőkúpjához hasonló szerkezetű tenyészőkúppá alakul.

A LEVÉL KIALAKULÁSA

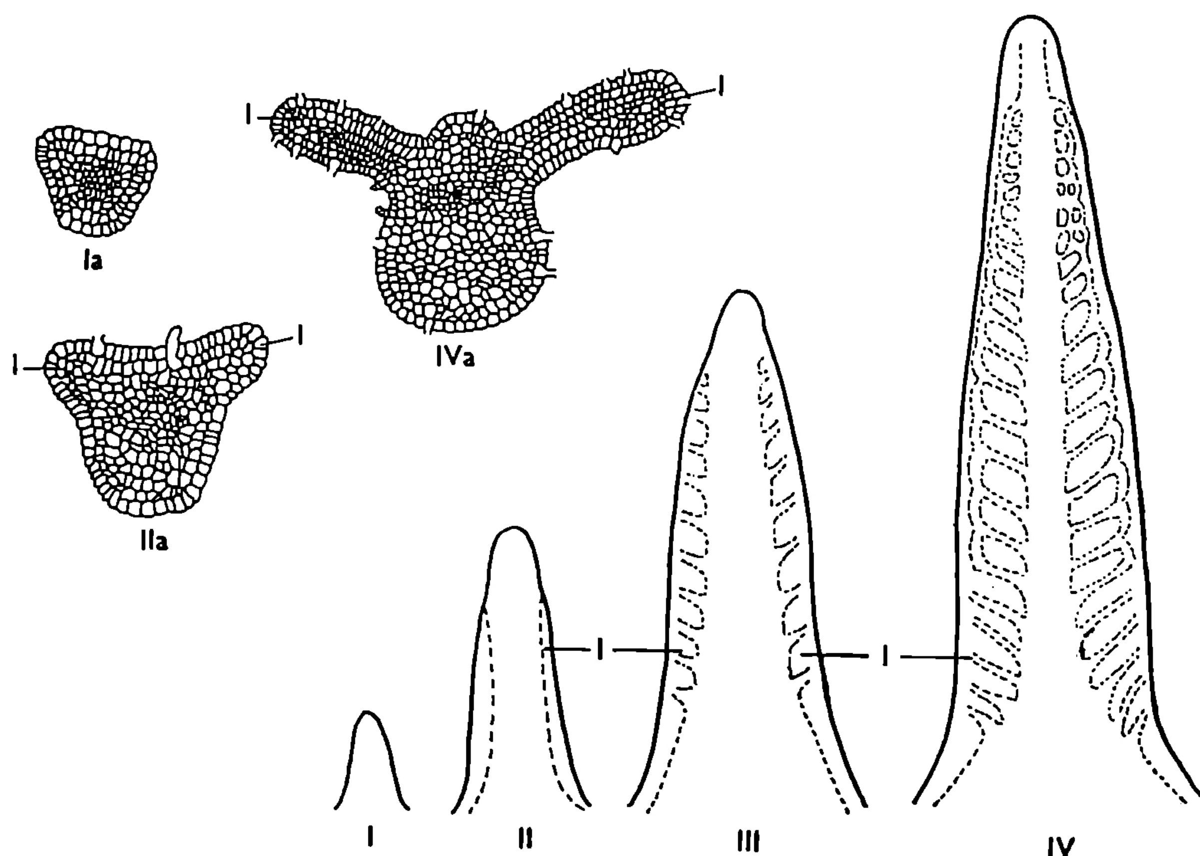
A lomblevél kialakulása a levéldudorból 3 irányú növekedéssel (hosszában, széltében, és kisebb mértékben vastagságában) történik.

A harasztokon gyakran előfordul, hogy a levéldudort létrehozó vezérsejt folyamatos működésével, vagyis a csúcsi növekedés során alakul ki a levél teljes hossza. Ilyen esetben a levélcsúcs állandósul legkésőbb, és a levelek növekedésük során, pásztorbotszerűen begörbülve, védik a merisztematikus levélcsúcsot. Egyes fajok csúcsnövekedést előidéző vezérsejtje a felületre merőleges falakkal feldarabolódik. Az ilyen módon létrejött sejtek a felülettel párhuzamosan osztódva hozzák létre a leveleket felépítő sejteket. A harasztok leveleinek szélességbeli növekedése a csúcsi iniciálisok által két irányban létrehozott ún. szegélysejtek osztódása következtében jön létre (széli vagy marginális növekedés). A magvas növények kezdetben tagolatlan levéldudorai rövidesen két részre tagolódnak (104. ábra). A levélkezdemény felső részéből alakul ki először a levél lemeze, legvégül a levél nyele, míg az alsó részből a levél hajtástengellyel határos, kiszélesedő alapja.

A levéllemez hosszirányban történő növekedése általában a csúcsi protoderma sejt alatt elhelyezkedő ún. szubmarginális sejtnek a felülettel párhuzamos osztódásával indul meg. Ez a csúcsi növekedés azonban rövid ideig tart, mert rövidesen felváltja a kezdemény alapjánál elhelyezkedő ún. *bazális interkaláris merisztéma* osztódásának a megindulása (105. ábra), miközben a levélcsúcs állandósul. Az interkaláris alapi növekedést létrehozó osztódó zóna – a levél szerveződésének megfelelően – több részre tagolódhat. Például olyan levél esetén, ahol a lomblevél mindhárom része (levélalap, levélnyél és lemez is)

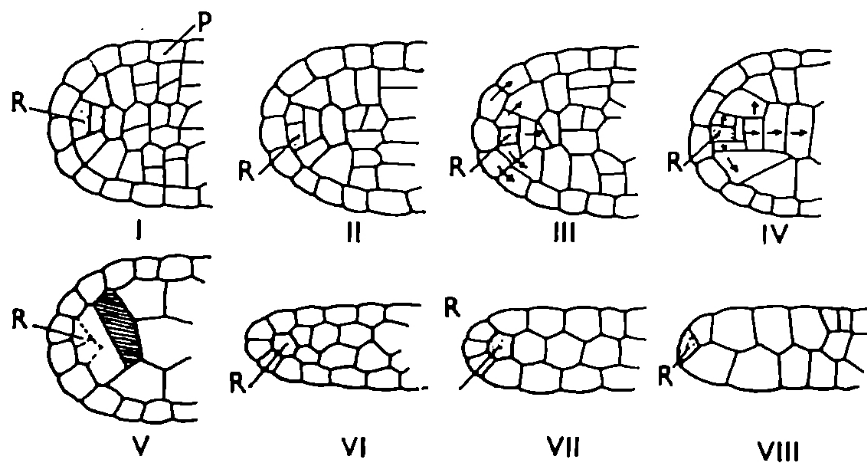


104. ábra. A levéllemez hosszirányú növekedésének megoszlása: I–II. csúcsi növekedés; III–IV. bazális interkaláris növekedés

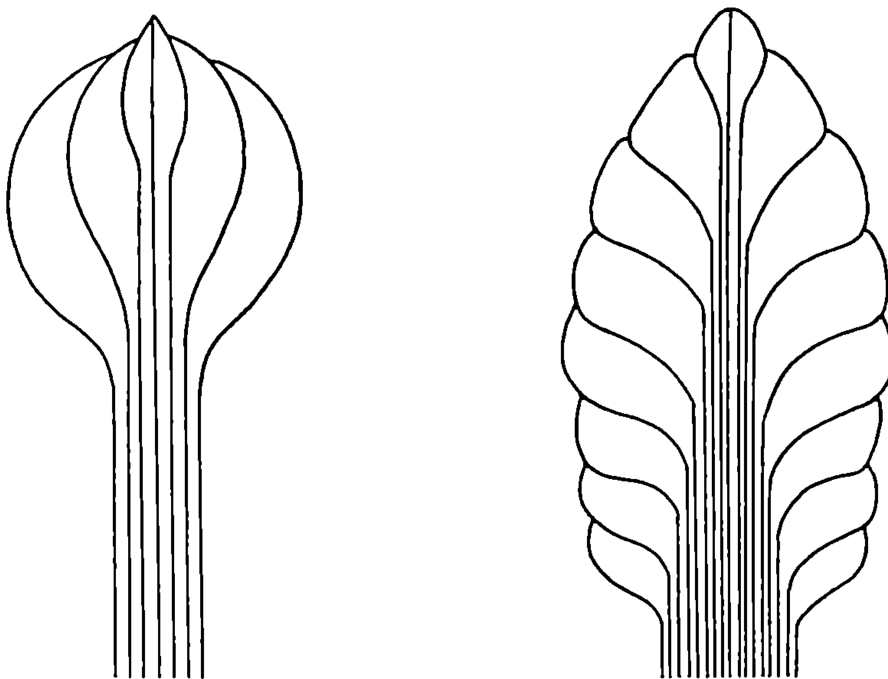


105. ábra. A dohány leveleinek pleuroplaszt növekedése: I–IV. felülnézetben; I/a – IV/a keresztmetszetben; l – levéllemez

kifejlődik, a bazális merisztéma választó, nyél- és lemezmerisztémává tagolódik. Ezek közül a merisztémák közül a levélrészek kialakulási sorrendjének megfelelően, a lemezmerisztéma kezdi meg működését. A levéllemez hosszirányban történő növekedése közben megindul a lemez szélességi növekedése is, amely a magvas növényeknél a bőrszövetkezdemény alatti (ún. szubmarginális vagy szubprotodermális) sejtrétegből indul ki (106. ábra). A szubmarginális kezdősejt az osztódás során, több típus szerint (kétsejtritmusú, háromsejt-ritmusú, vagy vezérsejtszerű működéssel) hozhatja létre az egyes fajokra jellemző alakú és tagoltságú levéllemez bőrszövet által határolt szöveteit, a mezofillumot, vagyis az asszimiláló alapszövetet, és az ebben futó szállítószövet-rendszert, a le-



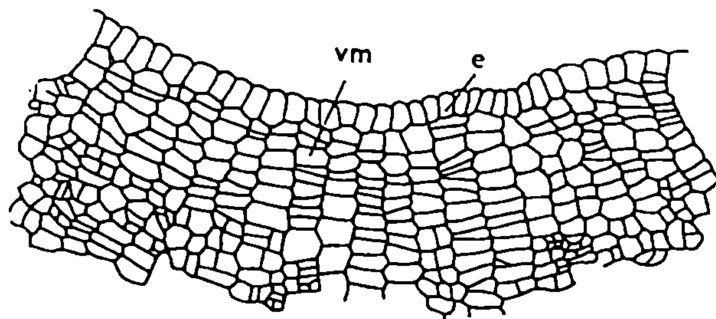
106. ábra. A levéllemez széltében történő növekedésének típusai, vázlatosan: I–III. háromsejt-ritmus szerint; IV. kétsejtritmus szerint végbemenő széli növekedés; V–VIII. a széli növekedés átmenete a háromsejtritmusból a vezérsejtes növekedéshez hasonló típusba; R – szubmarginális iniciális; p – protoderma



107. ábra. A levéllemez széltében történő növekedése az interkosztális területek osztódása útján

vélereit. A mezofillumot borító bőrszövet – az epidermisz – a levéldudort borító protodermából állandósul.

A levél széltében történő növekedésében az említett szubmarginális növekedés mellett az erek között található ún. *interkosztális területek* is részt vesznek (107. ábra). Ugyanis a fejlődő levéllemezben futó erek között elhelyezkedő osztódóképes szövetek – osztódásuk során – az ereket széttolják, s ezáltal a levéllemez felületét növelik. A levéllemez szélességbeli növekedésének mértéke az egyes növényfajokra jellemző tulajdonság. A fenyőfélék tűleveleinek szélességbeli növekedése pl. elenyésző, míg a nagy felületű lombleveleké erőteljes. A legtöbb levél vastagságbeli növekedése (108. ábra) nagyon kicsi, és csak bizonyos területekre korlátozódik, így pl. a levél nyelére és az erősebb erekre. A vastagságbeli növekedés során az ereket borító epidermisz alatti sejtréteg folyamatos, a felülettel párhuzamos osztódással parenchimatikus sejtlemezeket hoz létre. Az ún. szárazságtűrő *(szukkulens)* növények vizet raktározó pozsgás leveleiben nagyobb fokú a vastagságbeli növekedés, amelynek során sok víz raktározására képes, nyálkatartalmú parenchimatikus szövet jön létre.



108. ábra. A levél vastagságbeli növekedése: e – epidermisz; vm – ventrális merisztéma

A LEVÉL TÍPUSAI

A levél fogalma alatt általában a zöld színű, asszimiláló lomblevelet értik, holott a levél elnevezés a növénytanban gyűjtőnév. A kifejlett növények hajtásrendszerén a hajtáson elfoglalt helyzetük szerint különböző levéltípusokat figyelhetünk meg. Az embrió részeként kialakuló *sziklevelek*ről már szóltunk. A sziklevelek működésüktől függően korábban (raktározó sziklevél) vagy későbben (asszimiláló sziklevél) leszáradnak a fejlődő növényről, így a kifejlett egyedeken már nem találhatók meg.

*Allevelek*nek minősíthetjük azokat a lemezes szerveket, amelyek a lomblevelek eredési szintje alatt fejlődnek, pl. földbeli hajtásokon (gumó, rizóma) vagy a rügyek alsó szárcsomóin alakulnak ki. Az allevelek gyakran apró, pikkelyszerű, barna színű lemezkék (pl. a burgonyagumó pikkelylevelei, rügypikkelyek), sok növényen azonban mint hártyás, áttetsző, vagy barnás hosszabb-rövidebb lemezek a fejlődő lombleveleket és virágot körülfogva védelmi szerepet töltenek be. A májusi gyöngyvirág hüvelyszerűen kialakult fejlődő lombleveleit és virágzatát hártyás allevelek burkolják, amelyeket később a növekedő lomblevelek csúcsai áttörnek (109. ábra). Az alleveleket kialakulásuk, valamint külső és belső szerkezetük alapján általában *csökevényes lomblevelek*nek tekinthetjük.

Az allevelek eredési szintje felett szerveződő *lomblevelek*ben (109. ábra) történik elsősorban a növényi asszimiláció. Általában lemezes kialakulásúak, vagy felületük más módon növekszik (lásd tűlevél). A csírázás, ill. palántafejlődés során kialakuló első lomblevelek (*primér* lomblevelek) rendszerint egyszerűbbek, mint a későbbiek. A lomblevelek szöveti szerkezete és alakja nagyon változatos; az egyes fajokra gyakran jellemző (ezek bemutatására még visszatérünk).

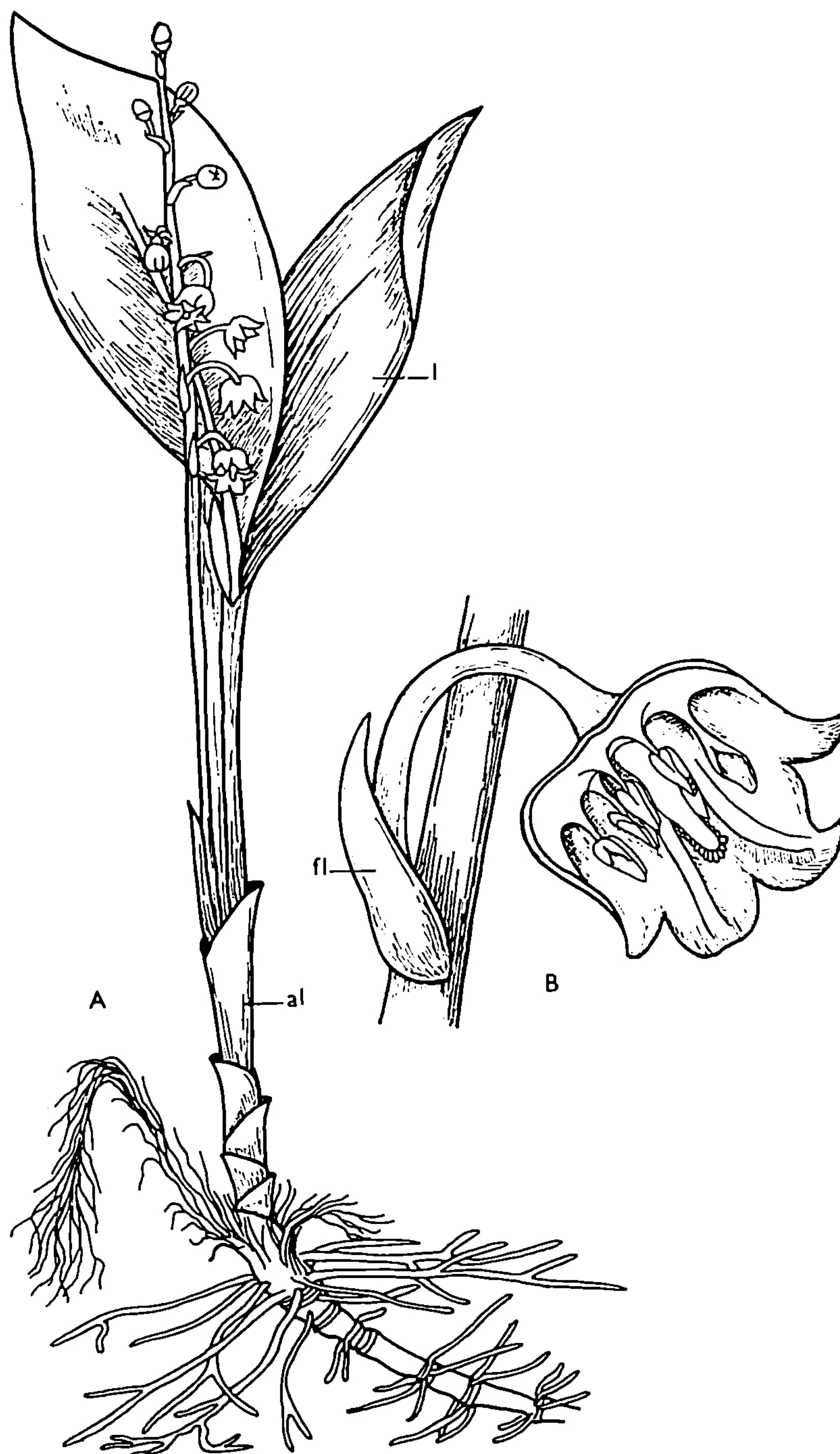
A lomblevelek szintje fölött, a virág, ill. virágzatok közelében fejlődnek a *fellevelek*. Ezek egyes esetekben zöldek, a lomblevelekhez hasonlók, de azoknál jóval kisebbek, és rendszerint egyszerűbb kialakulásúak (109. ábra). Más fajokon viszont, különösen a jelentéktelen külsejű, rovarmegporzású virágok mellett feltűnő színűek és alakúak is lehetnek (36. kép).

A levelekhez soroljuk a virágot felépítő, szaporodásra módosult *virágleveleke*t is, amelyekről részletesen a virág ismertetése során szólunk.

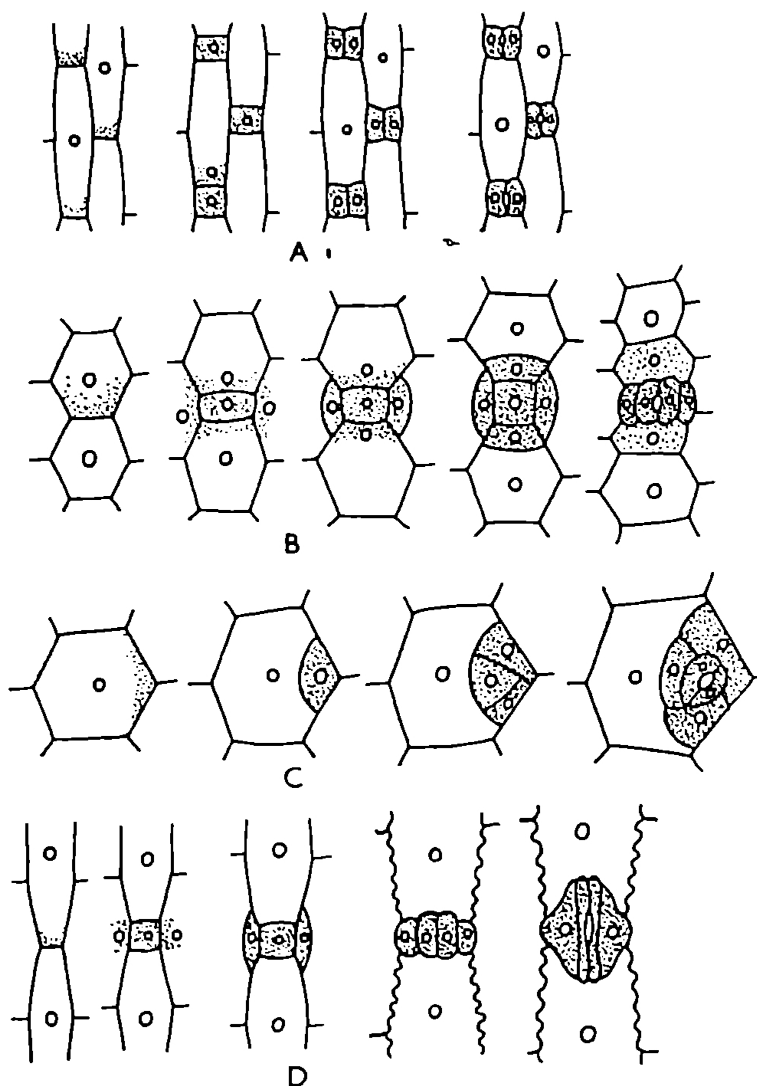
A LOMBLEVÉL BELSŐ SZERVEZŐDÉSE

A legtöbb lomblevelet alkotó levélalap, nyél és lemez belső szerveződését illetően itt csak mint a legjellemzőbbre: a levéllemez felépítésére térünk ki. A lomblevelek szöveti felépítése a szénasszimilációhoz való alkalmazkodást tükrözi. A nagyon változatos kialakulás arra vezethető vissza, hogy az adott örökletes tulajdonságok és változatos környezeti tényezők között végzendő asszimilációhoz a felépítésnek módosulnia kellett. A lomblevél felső és alsó oldalát az egész fiatal hajtásra jellemző, a protodermából állandósuló bőrszövet: az epidermisz borítja. Jellegzetes szerkezetével az epidermisz biztosítja a levél gázcseréjét. A két epidermiszréteg között helyezkedik el a levél asszimilációt végző, klorofilltartalmú alapszövete: a mezofillum, amelybe beágyazva futnak a vizet és tápanyagot szállító, rendszerint kollaterális zárt nyalábokból felépülő levélerek.

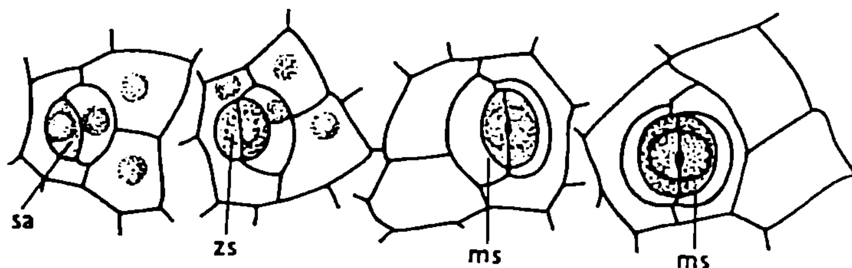
A protodermából differenciálódó epidermisz az eltérő funkcióknak megfelelően, nagyon különböző sejttípusokból, így a szorosabb értelemben vett epidermisz-sejtekből, a sztómazárósejtekből és epidermisz-függelékekből (*trihomák*ból) épül fel. A fiatal epidermiszre



109. ábra. A – a májusi gyöngyvirág: al – allevél; l – lomblevél; B – egy kinyílt virág a virágzatból; fl – fellevél



110. ábra. Különböző sztóma-típusok kialakulása: A – nőszirom, B – *Tradescantia* sp; C – varjuháj; D – kukorica

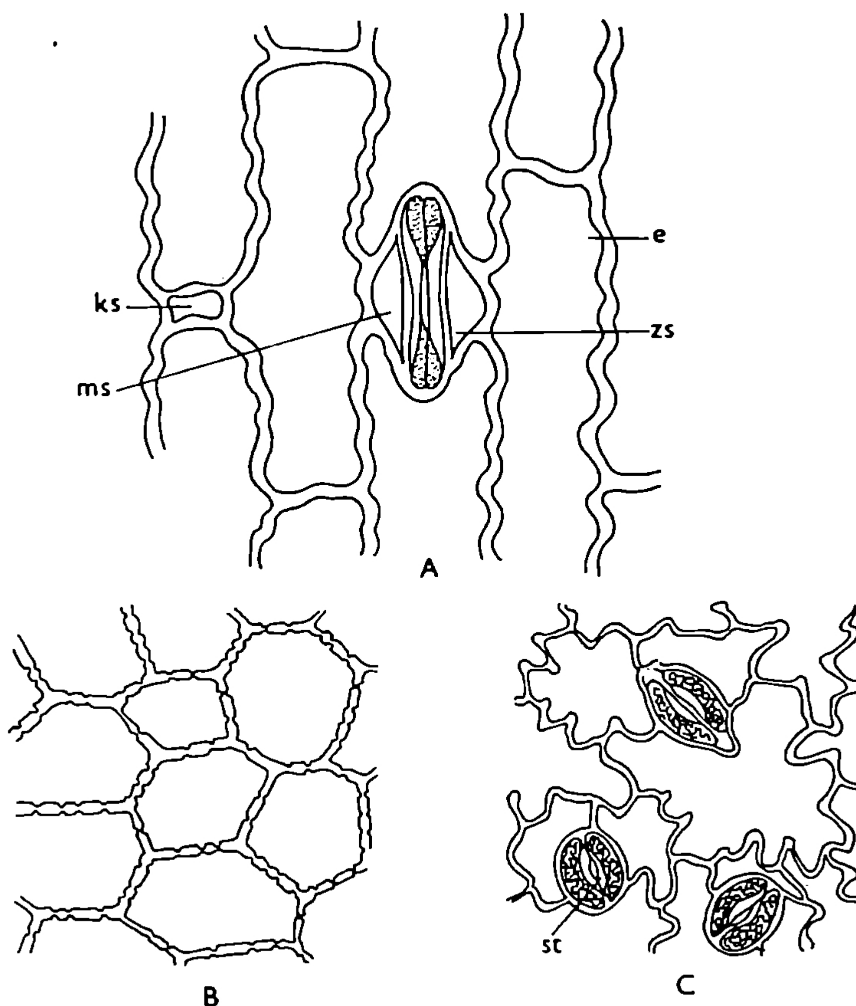


111. ábra. Sztóma melléksejtjeinek óraüvegszerű sejtfalakkal történő kialakulása: sa – sztómaanyasejt; zs – zárósejt; ms – melléksejt

jellemző, hogy a sejtek nyúlási szakaszában – faji jellegként – több-kevesebb sejtben ún. *inekvális osztódás* megy végbe, amelynek során egy hosszabb bazális sejt (a szorosabb értelemben vett epidermisz-sejt), és egy rövidebb apikális sejt, az ún. *sztómaanyasejt* jön létre. Ez utóbbi plazmadús sejt a szomszédos sejtek irányában lekerekedik, majd hosszában ketté osztódva létrehozza a *sztóma* (gázcserenyílás) zárósejtjeit (110. ábra). Sok fajon előfordul, hogy a sztómaanyasejt a zárósejtek létrehozása előtt egy vagy több, óraüvegszerű falat fűz le (111. ábra), ezáltal a zárósejtek mellett a többi epidermiszsejttől eltérő ún. melléksejtek jönnek létre, amelyek száma, ill. helyzete nemcsak fajra, hanem nagyobb rokonsági egységekre is jellemző lehet. Epidermisz-sejtek inekvális osztódása révén jönnek létre az epidermisz-függelékek (szőrök) kezdeményei is, amelyek jellegzetes differenciálódásukkal és működésükkel egyes fajokra jellemző diagnosztikai bélyegek lehetnek (112. ábra).

Az epidermisz többnyire szorosan záródó, nem specializálódott sejtekből, általában egy-sejtsor szélességben alakul ki, és védőrétegként borítja a fiatal hajtás szerveit. Nem vagy kevéssé vastagodó növényeken egész életük folyamán megmarad. Az epidermisz-sejtek alakját egyrészt a levélszövetek állandósulásának menete, ill. időpontja, másrészt a szervnövekedés mértéke szabja meg.

A levél kialakulása után többnyire az epidermisz-sejtek szüntetik be először osztódásukat, így a levél alapszöveteinek további osztódását sejtmegnyúlással követik, és gyakran egy irányban megnyúlnak. Egy irányban megnyúlt epidermisz-sejtek elsősorban szálas leveleken és a levélerek felett találhatók. Izodiametrikus epidermiszsejtek általában olyan levélrészeken jönnek létre, amelyek minden irányban nagyjából egyenletesen növekednek (interkosztális területek). Különösen a kétszikű növények fonák epidermiszén gyakori, hogy az epidermisz-sejtek falai hullámos lefutásúak. Ez egyes vélemények szerint a sejtek szakítási szilárdságát növeli. Az epidermisz-sejtek élők, vagyis plazmatartalmúak; a plazma a kialakult sejtekben általában egy központi vakuólum körül plazmatömlőt alkot.



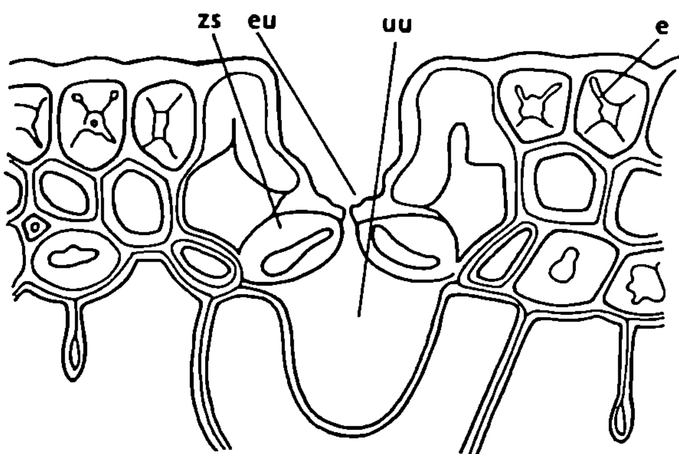
112. ábra. A – a kukorica bőrszövet-rendszere: e – epidermiszsejtek, amelyek egy irányban nyúltak meg; zs – zárósejtek; ms – melléksejt; ks – kovásodott falú sejt; B – a ciklámen színi epidermisze; C – a ciklámen fonákepidermisze; st – sztóma

Az epidermisz-sejtekben kloroplasztisz csak különleges környezeti tényezők között élő növényeken fordul elő (elsősorban árnyéklakó növények, harasztok, vízben élő növények). Nagyon gyakori azonban az epidermiszsejtekben leukoplasztiszok előfordulása. Az epidermisz-sejtek külső tangenciális fala általában erősen vastagodott, míg a radiális és a belső sejtfalak vékonyabbak. Szárazságtűrő növényeken viszont – pl. tűlevelűeken – az epidermisz összes sejtfala vastagszik olyan mértékben, hogy a sejtlumen egészen kicsi lesz, és a szomszédos sejtek a vastagodott sejtfalak csatornáin keresztül érintkeznek egymással. Az epidermisz-sejtek külső falára már megnyúlásuk előtt vizet és gázokat nehezen áteresztő lipofil-réteg, az ún. *kutikula* rakódik. A kutikula kutin-anyagokból épül fel, de gyakran viaszanyagokat is tartalmaz; vastagsága az egyes növényeken nagyon változó. Olyan epidermisz sejtekben, amelyeknek külső tangenciális fala erősen megvastagszik, a cellulóz sejtfal és a kutikula közé olyan sejtfalrétegek rakódhatnak, amelyek cellulóz és pektin mellett kutin-anyagokat is tartalmaznak, vagyis kutinizálódnak. A kutikula és a kutinizálódott sejtfalrétegek sok növényen viszont viaszt is tartalmazhatnak. Más fajokon a viasz a kutikula tetején válik ki – szemecskék, vagy pálcikák formájában, ami a kutikuláról könnyen letörölhető. A viasszal borított

epidermisz kutikuláris transpirációja csökken, vagyis ezáltal csökken a sejtek vízleadása is. A víz a viaszszemecskékről lepereg, így túl sok nedvesség esetén akadályozza a növényi szervek rothadását. Az epidermisz-sejtek sejtfala nagyon ritkán fásodik el, amely azonban jellemző a fenyők tűlevelére.

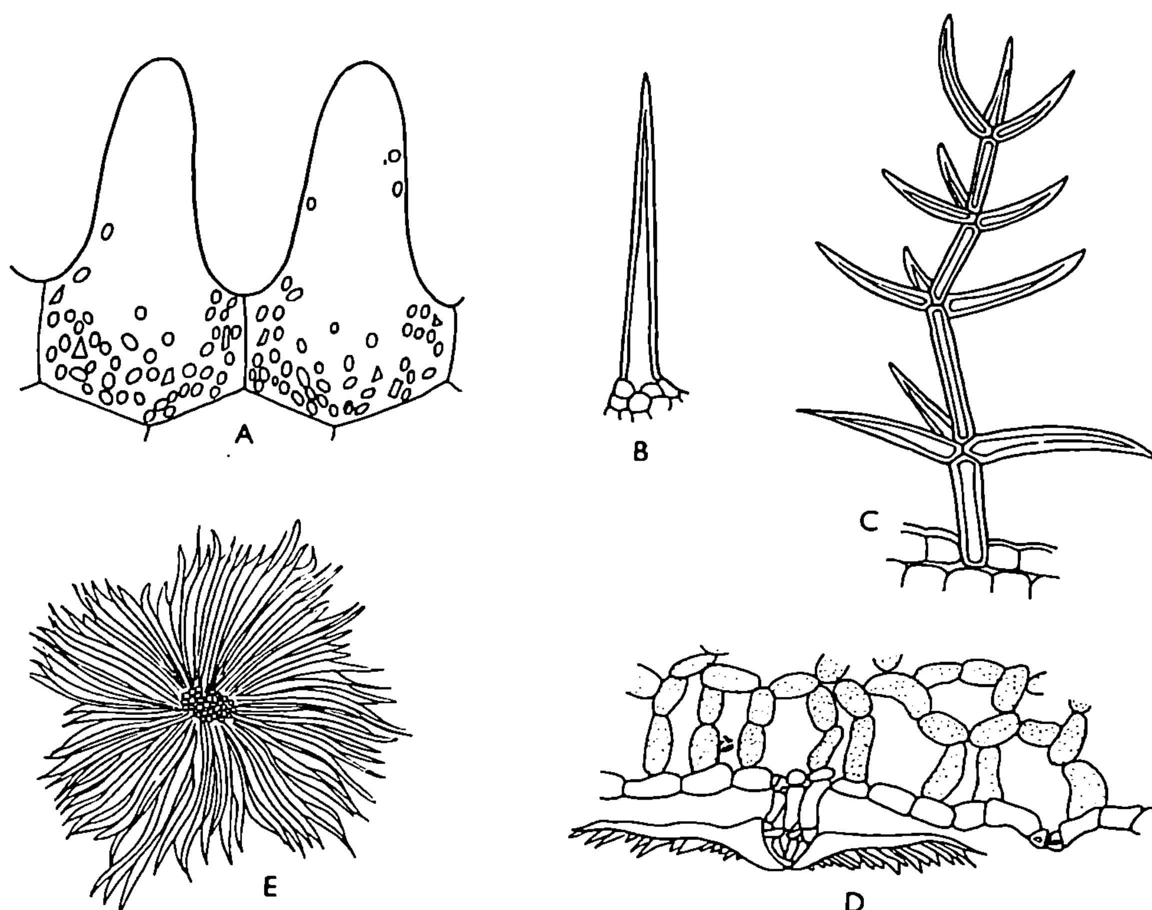
A sztóma (gázcserenyílás) zárósejtjeinek jellegzetes kialakulása, működése biztosítja a növény számára az életfontosságú gázcserét, a vízgőzök alakjában való leadását, amely a szorosan záródó és kutikulával borított epidermisz-rétegen keresztül nem történhet kellő intenzitással. A sztóma felülnézetben rendszerint két zárósejtből áll, amelyek a légrést határolják. A zárósejtek radiális falai vékonyak, míg külső és belső tangenciális faluk vastag. E vastagodás következtében, amikor a zárósejtek vízzel telítődve megduzzadnak, akkor széthúzódva kinyitják a légrést, míg vízvesztéskor vékony sejtfaluk összehúzódik, így a zárósejtek összeesve becsukják a légrést. A vastagodott sejtfalakról a légrés irányában gyakran léc emelkedik ki, ennek következtében a légrés kifelé előudvarra, befelé pedig utóudvarra tagolódik. A légrés nagysága csak néhány μ (0,001 mm), viszont egyes fajok epidermiszén mm^2-enként 100—700 sztóma is előfordulhat. A zárósejtek megduzzadását, ill. vízveszteségét a környezet páraviszonyai mellett a fényhatás is befolyásolja. A sztómazárósejtek működése szempontjából lényeges, hogy ezek – az epidermisz-sejtekkel szemben – mindig tartalmaznak kloroplasztiszokat, tehát asszimilációra képesek. Az asszimiláció során keletkező cukor, ill. ennek keményítővé való kondenzálása következtében a zárósejtek ozmotikusan ható anyagainak mennyisége változó, ami a külső tényezők mellett a zárósejtek duzzadását, ill. összeesését élettanilag szabályozza.

A sztómáknak a levél epidermiszén elfoglalt helyzete jól tükrözi a növényi szervezet alkalmazkodását a környezeti viszonyokhoz. A legtöbb egyszikű növény levele a nap sugaraival párhuzamosan helyezkedik el, így a fény a levél mindkét oldalát egyenlően éri. Ennek a ténynek tudható be, hogy ezeknek a leveleknek sem morfológiailag, sem szövettanilag nem különbözik a felső és alsó oldaluk, mivel a felső és alsó epidermisz hasonló felépítésű és a sztómák mindkét oldalon megközelítőleg egyenlő mennyiségben fordulnak elő. Amely növényeknek csak a levelük felső oldalát éri közvetlenül a fény (pl. a legtöbb kétszikűét), azok levelének felső (színi) és alsó (fonáki) oldala mind morfológiailag, mind szövettanilag különbözik. E levelek sztómáinak többsége a fonák epidermiszén alakul ki, míg a színi epidermiszen sztóma egyáltalán nincs, vagy legalábbis jóval kisebb számban van. Az ilyen levelek fonáki és színi epidermisz-sejtjei is különböznek. A víz felszínén úszó leveleknek viszont csak a színükön alakulnak sztómák, míg a vízben alámerülten élő fajokon sztóma egyáltalán nem fejlődik.



113. ábra. Bőrszövet szintje alá besüllyedt sztóma a fenyő levelének keresztmetszetén: e = epidermisz; eu – előudvar; uu – utóudvar; zs – zárósejt

A mérsékelt égövi növények nagy részén a zárósejtek az epidermisz-sejtekkel egy szintben helyezkednek el. A vízi növények (higrofita) sztómái az epidermisz szintjéből kiemelkednek, míg a szárazságtűrő növényekéi (xerofita) az epidermisz-sejtek szintje alá süllyednek (113. ábra). Egyes fajok levél-epidermiszén át a felesleges víz nem vízgőzök formájában, hanem vízcseppek alakjában *(guttáció)* távozik a szövetekből. A vízcseppek kiválasztása történhet funkciójukat vesztett sztómákon (légrésen) keresztül, amelyeknek zá-



114. ábra. A – papilla; B – serteszőr; C – emeletesen elágazó fedőszőr; D – levél keresztmetszet-részlet pikkelyszőrrel; E – pikkelyszőr felülnézetben

résejtjei nem végeznek nyitó-záró mozgást, vagyis a légrés állandóan nyitva van (réses hidatóda). A hidatóda alatti üreget (utóudvar) olyan parenchima-sejtek veszik körül, amelyekbe az erek végső elemei (tracheidák) torkollanak. Az erek által szállított vizet ezek a parenchima-sejtek a köztük elhelyezkedő számos intercellulárisba juttatják, ahonnan a hidatóda pórusán keresztül a növény felszínére jut *(passzív guttáció)*. Olyan hidatódatípusok is előfordulnak a növényeken, ahol a hidatóda intercelluláris nélküli parenchimasejtekből áll, amelyek mirigyekhez hasonlóan közvetlenül a sejtfalukon keresztül préselik ki a vizet *(aktív guttáció)*.

Sok növény bőrszövetére jellemző, hogy a fejlődő epidermisz-sejtek egyszerű megnyúlásával (egysejtű szőrök), vagy pedig azoknak utólagos osztódásával (többsejtű szőr) különböző funkcióra alkalmas epidermisz-függelékeket (trichóma) hoz létre. Az epidermisz-függelékek egy csoportjára jellemző, hogy kialakulásuk után közvetlenül plazmájuk elpusztul, és a sejtüreg levegővel telik meg. Ezek az ún. *fedőszőrök*, amelyek levegőtartalmuk következtében többnyire fehérek. A szőrök másik csoportja kialakulása után is plazmatartalmú; ezek általában kiválasztást végeznek, ezért összefoglaló néven *mirigyszőrök*nek nevezik őket (114. ábra).

A fedőszőrök és mirigyszőrök kialakulásuk, élettartalmuk és funkciójuk tekintetében igen nagy változatosságot mutatnak. Egyes típusok azonban fajra, nemzetségre, sőt családra is jellemzők lehetnek, ezért a szövettani alapon történő növényazonosításnál diagnosztikai jelentőségük lehet. E helyen csak néhány alaptípust mutatunk be.

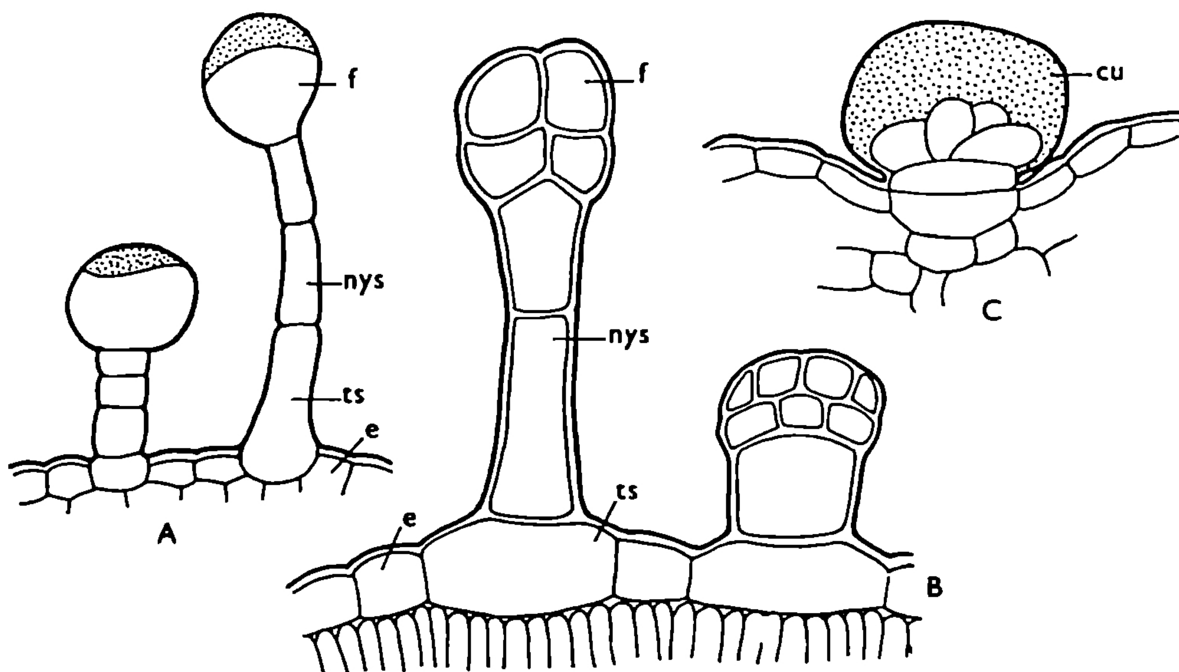
A trichoma-képződés legegyszerűbb esetében az epidermisz-sejtek külső fala kúp alakúan felboltozódik *(papilla)*, ennek következtében a levél bársonyossá válik (sziromleve-

lek). Az epidermisz felületére merőleges sejtmegnyúlás következtében jönnek létre az egysejtű fedőszőrök. Jellegzetes, hosszúra nyúló (1,5—4,7 cm) fedőszőr fejlődik a gyapot maghéjának epidermisz-sejtjeiből. A fedőszőrök erősen vastagodott sejtfala 90%-ban cellulózból áll. A mag érése folyamán a *maghéjszőrök* plazmája elpusztul, a szőrök levegővel telnek meg és kifehérednek, miközben erősen megcsavarodnak (114. ábra). A gyapot maghéjszőreit a textiliparban, a műselyem- és papírgyártásban, valamint erős nedvszívó képessége miatt a sebészetben vattaként is felhasználják.

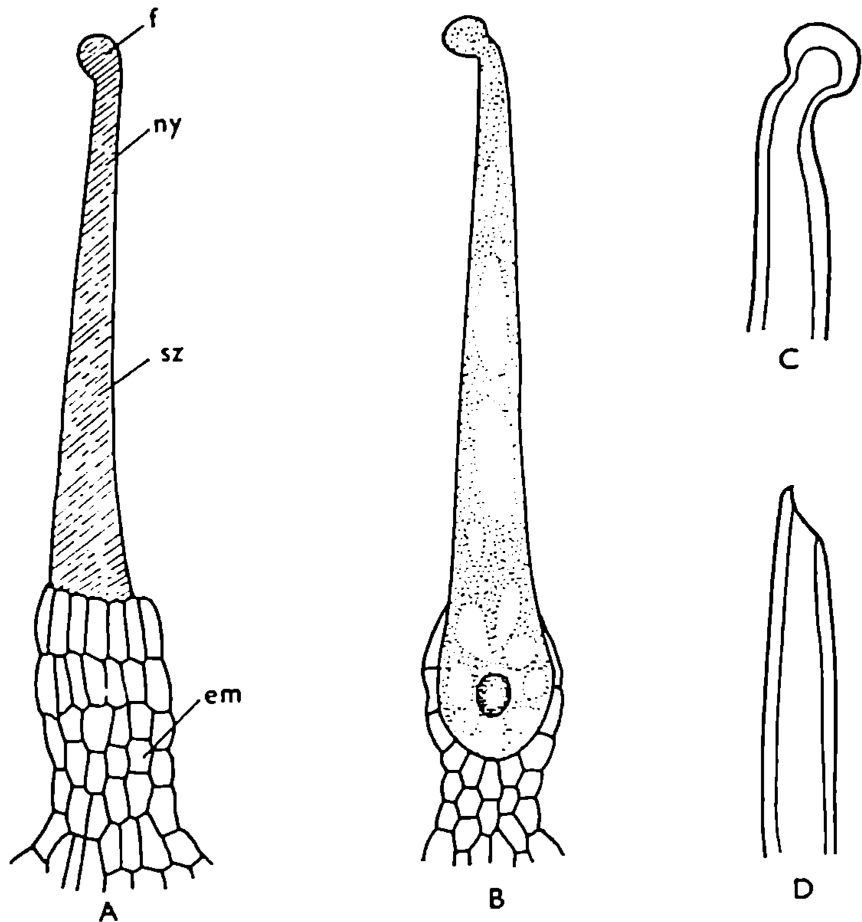
Jellegzetes egysejtű fedőszőrök az ún. *serteszőrök* is, amelyek kihegyezett csúcsúak és vastag, érdes sejtfalúak, így a növényeket pl. állati rágás ellen védik. Ezek az ún. érdeslevelűek *(Boraginaceae)* családjába tartozó fajokra jellemzők, a család elnevezése is innen származik. Legtöbbször egysejtűek a különböző alakú, vastagfalú *kapaszkodó szőrök* is.

Az epidermisz-sejtek horizontális osztódása esetében egysoros többsejtű szőrök, vízszintes és függőleges (horizontális és vertikális) sejtosztódással pedig több-sejtsoros szőrök jönnek létre. Nemzetségre jellemzők pl. az ökörfarkkóró emeletesen elágazó fedőszőrei, amelyek a horizontálisan osztódó epidermisz-sejt szabályos emeletenkénti osztódása révén jönnek létre (114. ábra). Ezek a fedőszőrök az epidermiszen sűrűn fejlődnek, és szinte összefüggő, levegővel telt réteget alkotnak, amely a kopár, napos területeken élő növényt a túl nagy párologtatástól és felmelegedéstől védi. Hasonló funkciót töltenek be az ún. *pikkelyszőrök* is, amelyek az epidermisz síkjával párhuzamosan fekvő, szorosan egymáshoz simuló sejtekből állanak. Fedőszőrök kialakulása jellemzi sok kora tavaszi növényünket is, amelyeknek fedőszőr-rétege az elfagyástól védi a növényt (pl. tavaszi kökörcsin).

A kialakulásuk után is plazmatartalmú mirigyszőrökre jellemző, hogy váladék-kiválasztó (mézga, illóolaj, gyanta, nyálka stb.) munkát végeznek, és többnyire többsejtűek. Nagyon elterjedtek az ún. *fejecskés szőrök*, amelyek talp-, nyél- és fejecske-sejtekből épülnek fel. Fajoktól függően a talp, nyél és a fejecske is állhat egy vagy több sejtből (115.



115. ábra. A – a muskátli fejecskés szőre: e – epidermisz; ts – talpsejt; nys – nyélsejtek; f – fejecskesejtek; B – a dohány mirigyszőre; e – epidermisz; ts – talpsejt; nys – nyélsejt; f – fejecskesejtek; C – a borsosmenta mirigypikkelye; cu – felhólyagzott kutikula

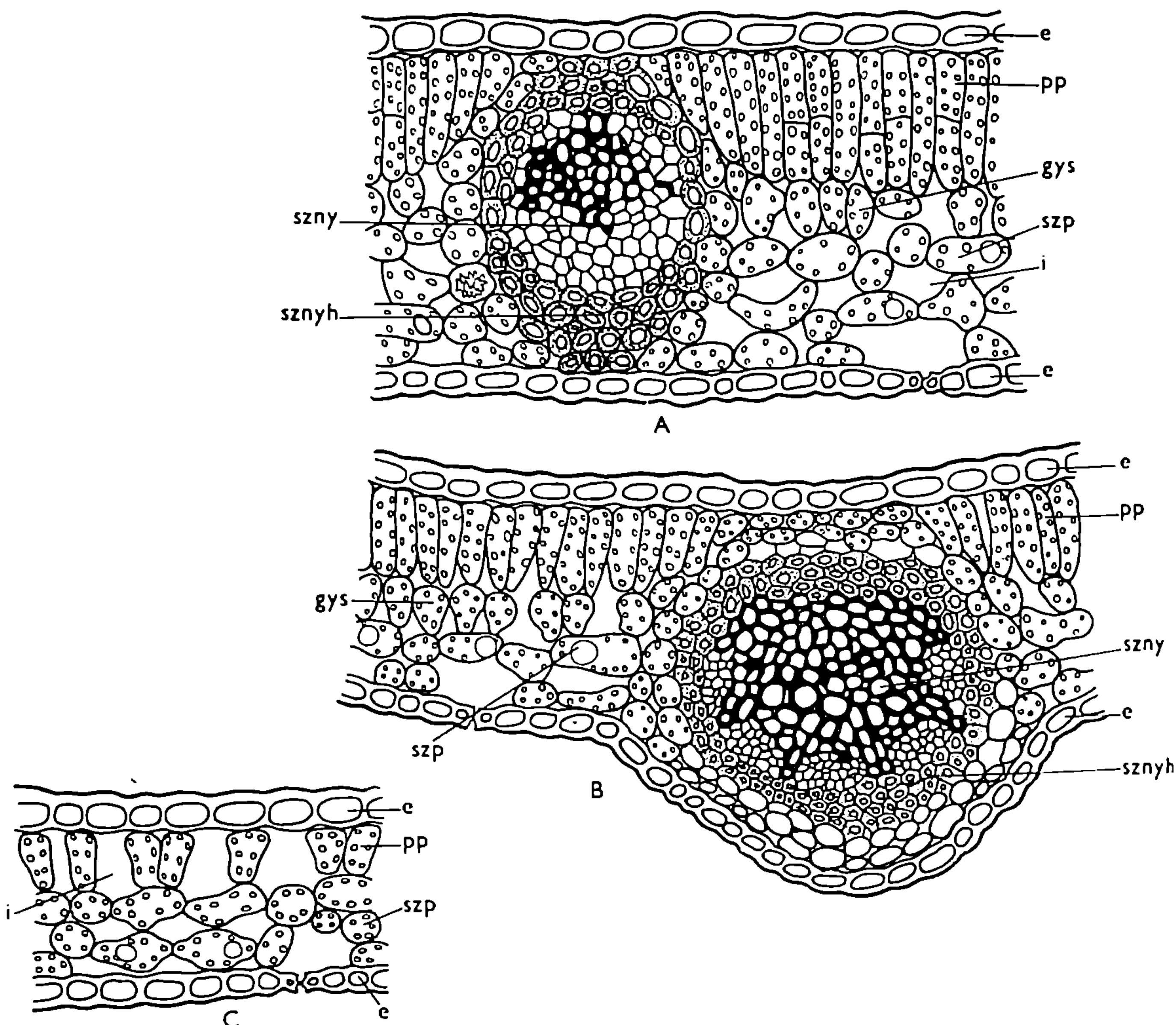


116. ábra. A – csalánszőr oldalnézetben: em – emergencia; sz – csalánszőr; ny – nyaki rész; f – kiszélesedő fejecske; B – csalánszőr hosszmetszetben; C – csalánszőr kinagyított csúcsi részlete; D – csalánszőr csúcsi része kinagyítva a fejecske letörése után

ábra). A mirigypikkelyekre jellemző, hogy a fejecskét alkotó, pajzs alakú sejtek egy síkban rendeződnek. A mirigypikkelyek az ajakosok *(Labiatae)* családjába tartozó növényekre jellemzők, és illóolajat választanak ki. A mirigyszőrök és mirigypikkelyek különböző váladékukat a fejecske-sejtek falán keresztül választják ki. Ezek az anyagok a sejteket borító kutikula-réteg alatt meggyűlnek, miközben a kutikula erősen felhólyagzik. Végül a kutikula többnyire felreped, és a váladék a szabadba kerül.

Egyes esetekben az epidermisz-függelék az epidermisz alatti alapszövet osztódásából származó szövetpárnán *(emergencia)* helyezkedik el. Ilyen pl. a csalánfélék jellegzetes csalánszőre is (116. ábra). A csalánszőr maga egysejtű: alul kiszélesedő része az epidermisz alatti alapszövetből alakult párnaszerű emergenciába süllyedve foglal helyet. A csalánszőr a széles alapi rész után tűszerűen elhelyezkedve nyaki részt alkot, amely kiszélesedő fejecskében végződik. Ez a fejecske érintésre letörik, s a csalánszőr letört tűszerű hegye a támadó állat vagy ember bőrébe fúródva hisztamin- vagy acetilkolin-tartalmú, csípős váladékát a bőrbe juttatja. A szőr törékenységét a sejtfal mész-, ill. a nyak kovasav-tartalma okozza. A szőr plazmatartalmú, ezért a fej letörése után regenerálódhat.

A levél két epidermisze között elhelyezkedő *asszimilációs alapszövet* (mezofillum) nagyon változatos felépítésű. A legtöbb kétszikű növényen, amelyeken – mint említettük – a levél színének és fonákának epidermisze különbözik, a mezofillum is különböző szerkezetet mutat a két epidermisz alatt. Az ilyen felépítésű levelet *bifaciális*nak (kétarcúnak) nevezzük. A bifaciális levél színi epidermisze alatt (117. ábra) egy vagy több rétegben, a felületre-merőlegesen megnyúlt, ún. oszlopos *(paliszád)* parenchima-sejtek helyezkednek el, míg a paliszád-parenchima alatti és az alsó epidermisz közötti mezofillum-részlet ún. szivacsos parenchimából áll. A bifaciális leveleknek közvetlenül a színi epidermiszét éri a fény; az ez alatt elhelyezkedő oszlopos parenchimában halmozódik fel a legtöbb kloro-

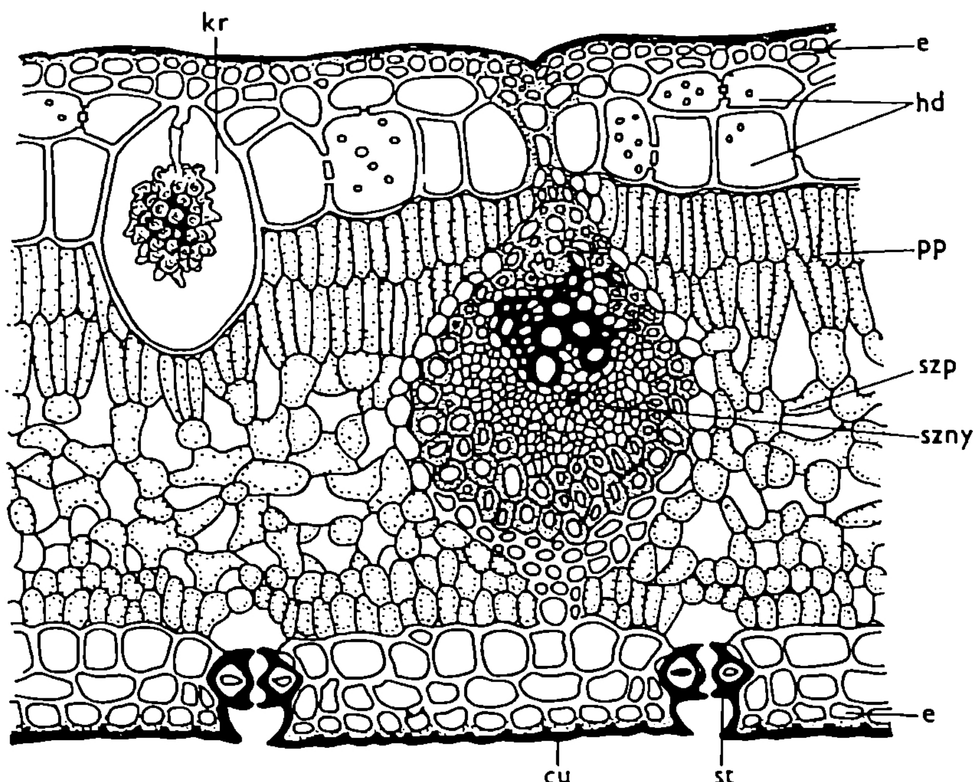


117. ábra. A bükk bifaciális lomblevelének felépítése keresztmetszetben: A – erős napfényen; B – közepes megvilágításban; C – árnyékban élő levél: e – epidermisz; pp – paliszád parenchima; szp – szivacsos parenchima; i – intercelluláris; gys – gyűjtősejtek; szny – szállítónyaláb; sznyh – szklerenchimatikus nyalábhüvely

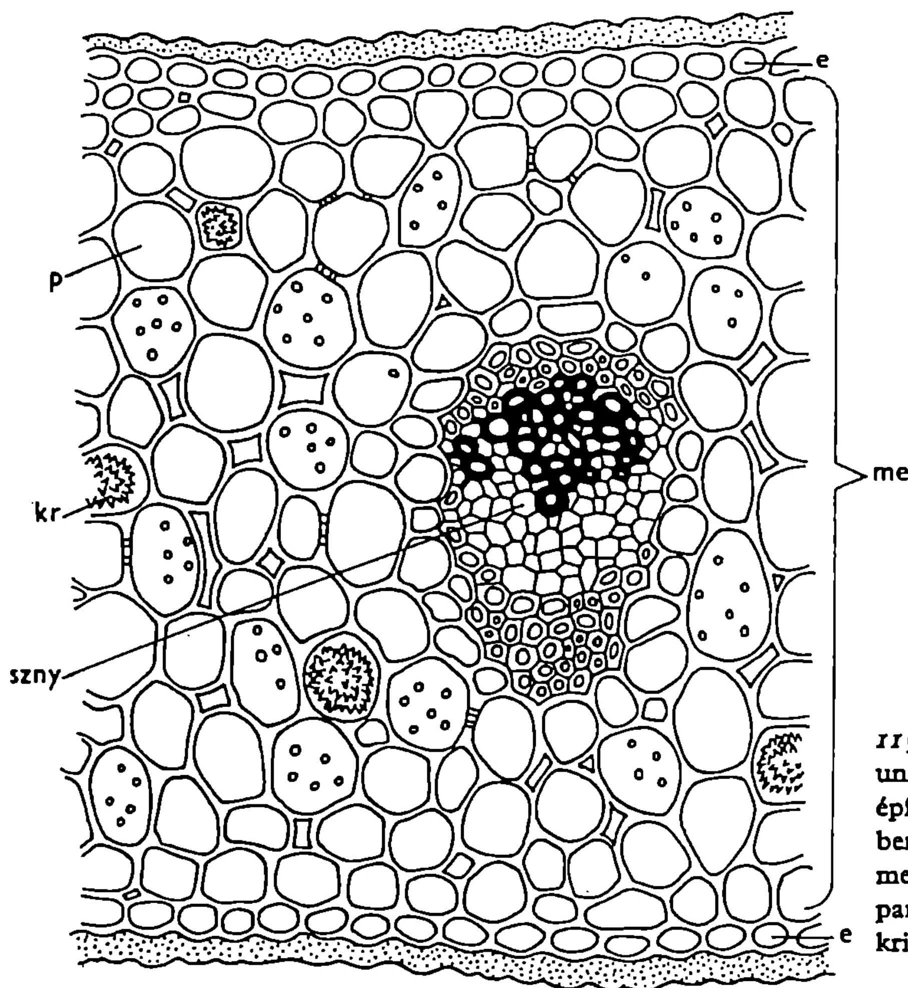
plasztisz, ezért elsősorban itt folyik az asszimiláció. A sejtek felületre merőleges megnyúlása, feltehetően, az asszimiláló működést segíti elő, mivel a fény hátráltatás nélkül mélyen be tud hatolni a sejtekbe. Az egyes fajokban nagyon különböző az oszlopos sejtek szélességének és hosszúságának az aránya. A fény mennyiségétől függően egy fajon belül is nagymértékben változhat ez az arány: a paliszád-sejtek általában annál hosszabbak és az egész mezofillum annál szélesebb, minél erősebb fényhatásnak van kitéve a levél (117. ábra). A paliszád-sejtek általában szorosan simulnak egymáshoz, intercelluláris nem, vagy alig fejlődik ki köztük. A paliszád-parenchima alatt helyezkedik el a *szivacsos parenchima*, amely a legkülönbözőbb alakú sejtekből épülhet fel, de minden esetben nagy járatok húzódnak a sejtek között. Ezek a járatok, amelyek ennek a szövettájnak a szivacsos szerkezetét adják, egymással és a sztómák utóudvaraival összeköttetésben vannak, tehát a

levél szöveteinek az átszellőztetését biztosítják. Az oszlopos és szivacsos parenchima között gyakran ez utóbbiból levezethető, tölcsér alakú ún. *gyűjtősejtek* alakulnak ki. Egy-egy ilyen gyűjtősejthez általában két-három paliszád sejt simul. A gyűjtősejtek veszik át a paliszád-sejtektől az asszimilátumot, és juttatják el a szállítószövet-rendszerbe. A mezofillumba ágyazott *szállító szövet-rendszer* a kifejlett levelekben általában kollaterálisan zárt szerkezetű, vagyis a vizet és az abban oldott sókat szállító farész és a kész tápanyagokat szállító háncsrészből felépülő összetett nyaláb osztódó szövetet már nem tartalmaz, tehát új szállítóelemek már nem képződhetnek. Vízszállító csövek (tracheák) és rostacsövek csak a fő és a nagyobb erekben (nyalábokban) jönnek létre; a hajszálerek általában csak tracheidákból épülnek fel. Az erek a tápanyag szállítása mellett kifeszítve tartják a levél lemezét. A szállítónyalábokat gyakran vastag falú rostokból vagy kollenchimából felépülő nyalábhüvely veszi körül. A nyalábhüvely parenchimából is felépülhet, amelynek közvetítő szerepet tulajdonítanak a mezofillum-sejtek és a szállítóelemek között a víz és kész tápanyagok átjuttatásában. Kétszikű növények mezofillumában a mezofillum-sejtek között gyakran előfordulnak szilárdító elemek.

Bifaciális levelük van általában a harasztoknak is. Mivel ezek árnyéklakók, alig vastagodott külső epidermisz és rövid oszlopos sejtek jellemzik őket. Az örökzöld növények ún. bőrnemű levelein, amelyek szintén dorziventrálisak, de a vékonyabb lemezű lomblevelekkel szemben mechanikailag ellenállóbbak és szárazságtűrőbbek, – általában megvastagodik az epidermisz külső fala, amelyen széles kutikularéteg választódik ki. Gyakran több-sejtsor széles epidermisz, besüllyedt sztómák, és az epidermisz alatt megjelenő egy- vagy több-sejtsor széles vízraktározó hipodermisz-szövet jellemzi őket (119. ábra). A kimondottan szárazságtűrésre és vízraktározásra berendezkedett, ún. pozsgás *(szukkulens)*



118. ábra. A füge lomblevelének felépítése keresztmetszetben: e – epidermisz; hd – hipodermisz; kr – kristálytartó sejt; pp – paliszád parenchima; szp – szivacsos parenchima; szny – szállítónyaláb; st – sztóma; cu – kutikula



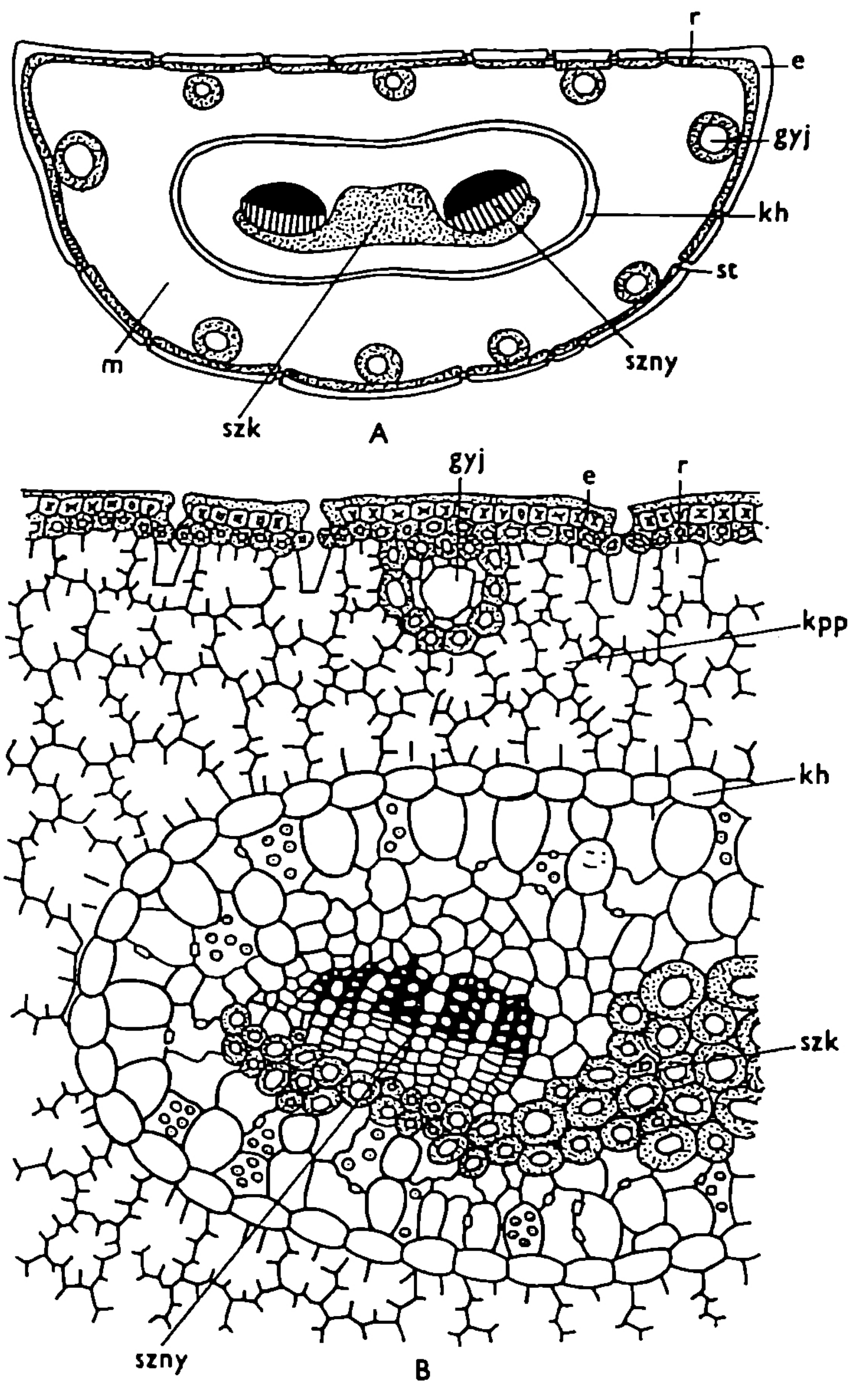
119. ábra. A fagyöngy unifaciális levelének felépítése keresztmetszetben: e – epidermisz; me – mezofillum; p – parenchima sejt; kr – kristálytartó sejt; szny – szállítónyaláb

levelekben az asszimiláló szövetek a levél felszínén helyezkednek el, míg a mezofillum belsejében vízraktározó parenchima alakul ki. Ezzel szemben a vízinövények leveleinek szerkezete a számos nagy, az oszlopos parenchima-sejtek között is kialakuló intercelluláris következtében nagymértékben fellazul, így súlya csökken, tehát elősegíti a vízben való lebegést, és az oxigénellátás is javul.

Azoknak a leveleknek, amelyeknek mindkét oldalát egyformán éri a fény (főleg egyszikűek), nemcsak a felső és alsó epidermisze, hanem a két epidermisz alatti alapszövetük kialakulása is mind morfológiailag, mind szövettanilag hasonló. Az ilyen szerkezetű leveleket *unifaciális*nak (egyarcúnak) nevezik. Legegyszerűbb esetben csak parenchimatikus sejtekből épül fel az egész mezofillum (118. ábra). A levél tehát unifaciális homogén. Ha a mezofillum oszlopos és szivacsos parenchimára differenciálódik, tehát unifaciális heterogén a levélszerkezet, akkor mind a felső, mind az alsó epidermisz alatt paliszád-parenchima, középen pedig szivacsos parenchima helyezkedik el (118. ábra).

Nagyon jellegzetes a toboztermők szárazságtűrő tűleveleinek szerkezete. A levél kialakulása során a kerületi növekedés elenyésző, viszont a lombleveleknél erőteljesebb vastagságbeli növekedés következik be (120. ábra). Végeredményben a tűlevél szerkezete a hajtástengelyre emlékeztet, mivel az asszimiláló mezofillumon belül keményítős hüvellyel határolt központi henger, ezen belül pedig elhalt, vermes sejtfalvastagodású transzfúziós alapszövet, élő parenchima és két kollaterális szállítónyaláb van. A tűlevelet vastagfalú epidermisz borítja; a sztómák az epidermisz szintje alá vannak süllyedve. Az epidermisz alatt szilárdító rostokból felépülő egy-sejtsoros *hipodermisz* helyezkedik el. A keményítős hüvelyig húzódó asszimilációs szövet perifériás részén a tűlevelűekre jellemző

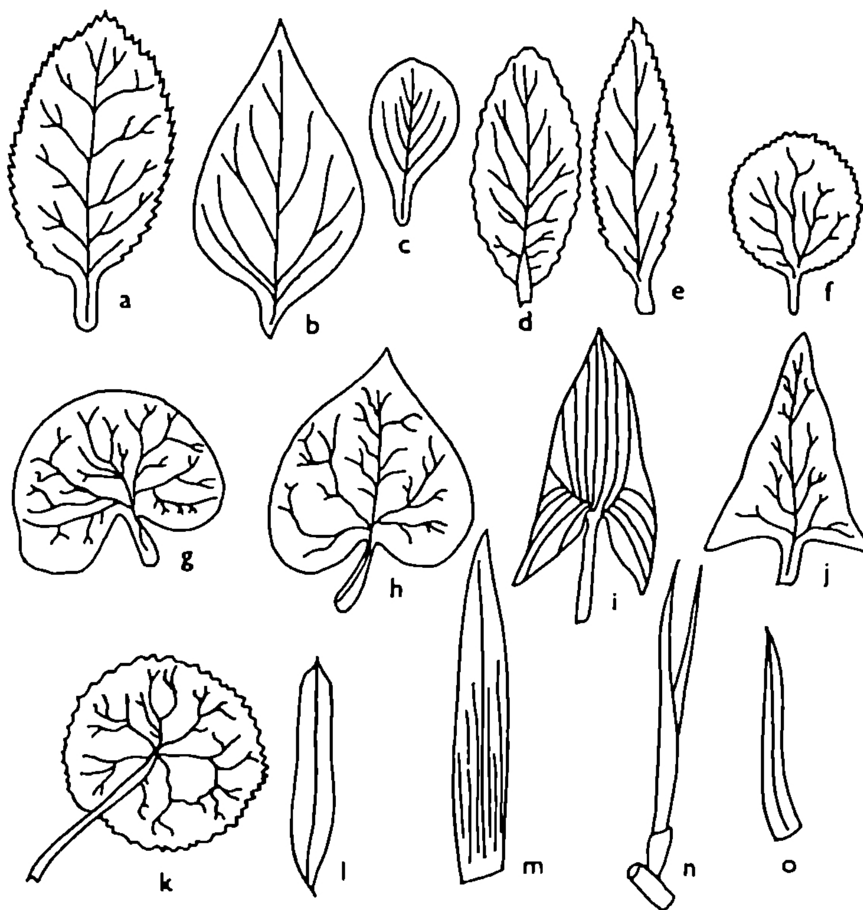
gyantajáratok vannak. A mezofillum ún. karos paliszád-parenchimából épül fel, amelynek sejtfala számos, a sejtlumenbe benyúló karocskát fejleszt. Ilyen módon a tűlevél asszimilációs felülete nagymértékben megnövekszik. A keményítős hüvely radiális falai gödörkésen vastagodottak, tehát hosszanti irányú szállításra képesek. A központi henger transzfúziós sejtjei közvetítik radiális irányban a vízszállító elemekből a vizet az asszimilációs szövetbe, a keményítő tartalmú élő sejtek pedig innen a kész tápanyagot a háncsrészbe. A két kollaterális nyaláb fölött szilárdító rostköteg húzódik.



120. ábra. A – a fenyő tűlevelének keresztmetszete vázlatosan; B – a levél keresztmetszetének részlete nagyítva: e – epidermisz; gyj – gyantajárat; st – sztóma; m – mezofillum; kh – keményítős hüvely; szny – szállítónyaláb; kpp – karos paliszád parenchima; r – rostok; szk – szklerenchima köteg

A levél kialakulásáról szóló fejezetben már említettük, hogy a levéldudor tagolódása után létrejövő felső részből alakul ki először a levél lemeze, majd a nyele, míg az alsó részből a levél alapja. Elsőként tehát – a kialakulás ütemének megfelelően – a levél részei közül legváltozatosabb megjelenésű levéllemez néhány jellegzetes külső alaki sajátosságának ismertetésére térünk ki.

A lemez alapja az esetek túlnyomó részében lemezes, és csak néhány esetben csöves (hagyma), vagy hengeres (néhány pozsgás növény). A levél lemezének alakja nagyon változatos; sok növényen fajra jellemző tulajdonság: lehet *kerülékes*, *tojásdad*, *visszás-tojásdad*, *hosszúkás*, *lándzsa alakú*, *kerek*, *vese*, *szív*, *nyíl*, *dárda és pajzs alakú; szálas*, *kard vagy tű alakú*. A tagolatlan levéllemez esetében legfeljebb a levél élén találhatunk kisebb bevágásokat, tehát a lemez éle lehet *ép*, *csipkés*, *fogas* vagy *fűrészes* (121. ábra). Tagolt levéllemezen a bevágások egészen a levél közepéig érhetnek. A tagoltság mértéke szerint megkülönböztethetünk *karélyos*, *hasadt*, *osztott és szeldelt* levéllemezt (122. ábra). A lemez leírásakor figyelemmel kell lenni a lemez vállára, csúcsára és erezetére is (123. és 124. ábra). Az erezet felépülhet egyetlen érből vagy sok érből; az utóbbiak alkotják a levél érhálózatát. Szárnyas levélerezet esetében egyetlen erősen fejlett érből, a levéllemez közepén futó ún. *főér*ből indulnak ki az ismételten elágazó *oldalerek;* ezek lehetnek egyenes vagy íves futásúak. *Tenyeres* erezet esetén a levéllemez egy pontjából a kéz ujjaihoz hasonlóan több, hozzávetőleg egyforma fejlettségű ér indul ki, amelyek azután szárnyasan ágaznak tovább. *Sugaras* erezetről beszélünk, ha a levéllemez egy pontjából kiinduló erek tovább nem ágaznak el. Ha *párhuzamos* az erezet, akkor több egyforma vastag ér egymás-



121. ábra. A lomblevél lemezének kialakulási formái: a – kerülékes; b – tojásdad; c – visszás tojásdad; d – hosszúkás; e – lándzsa alakú; f – kerek; g – vese alakú, h – szív alakú; i – nyíl alakú; j – dárda alakú; k – pajzs alakú; l – szálas levél; m – kard alakú; n – tű alakú; o – ár alakú levél

sal párhuzamosan vagy ívesen fut a levéllemezben. Az utóbbi erezet jellemzi – kevés kivétellel – az egyszikű növényeket (56. ábra). *Villás* erezet esetén a sugárirányba kiinduló erek villásan ágaznak tovább.

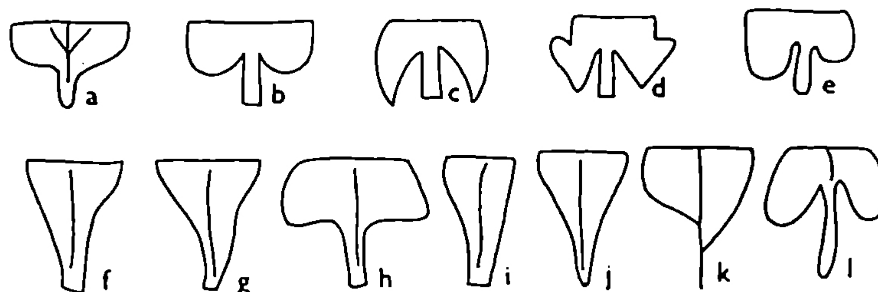
A tagolt levelekre jellemző, hogy a tagoltság mindig az erezetet követi, tehát pl. szárnyas erezetű levélnek csak szárnyas tagoltsága lehet.

Az egyszerű lemezű levelekkel szemben ismerünk ún. *összetett leveleket* is, amelyek végső fokon a tagolt levelekből vezethetők le úgy, hogy a tagoltság fokozódásával a levéllemez levélkékből tevődik össze. Az összetett levelekre jellemző, hogy a főeres levélnyél folytatásaként a levélgerinc szerepel; ehhez többnyire külön kis nyéllel kapcsolódnak a válluknál mindig elkeskenyedő levélkék (125. ábra). A tagoltsághoz hasonlóan az összetett levél is mindig az erezetet követi, vagyis pl. szárnyasan vagy tenyeresen stb. összetett lehet. A szárnyasan összetett levél aszerint, hogy a levélgerinc csúcsán fejlődik-e a levélke vagy nem, lehet párosan vagy páratlanul összetett. A levélkék is lehetnek tagoltak, sőt még tovább összetettek is; – ezek a többszörösen összetett levelek.

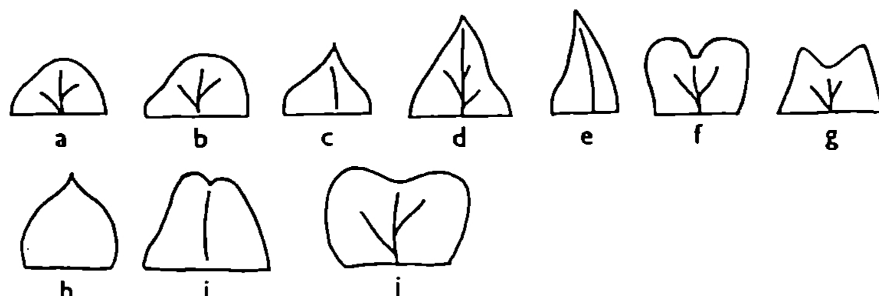
Gyakori jelenség a növényvilágban, hogy egy növényen különböző alakú levelek fejlődnek: ez



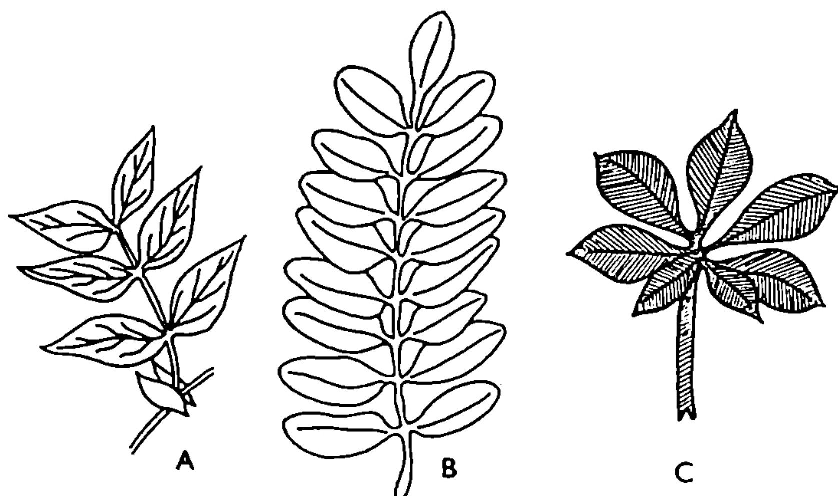
122. ábra. A lomblevél tagolódása: *k* – karéjos; *h* – hasadt; *o* – osztott; *sz* – szeldelt



123. ábra. A lomblevél vállának kialakulási formái: a – kerekített; b – szíves; c – nyilas; d – dárdás; e – vesés; f – ék alakú; g – hegyes; h – lapát alakú; i – nyélbefutó; j – nyélbekeskenyedő; k – egyenlőtlen; l – füles váll



124. ábra. A lomblevél csúcsának kialakulási formái: a – lekerekített; b – tompa; c – kihegyezett; d – hegyes; e – tövises; f – visszás szíves; g – csorba; h – szálkás; i – benyomott; j – csonka; k – igen hegyes csúcs



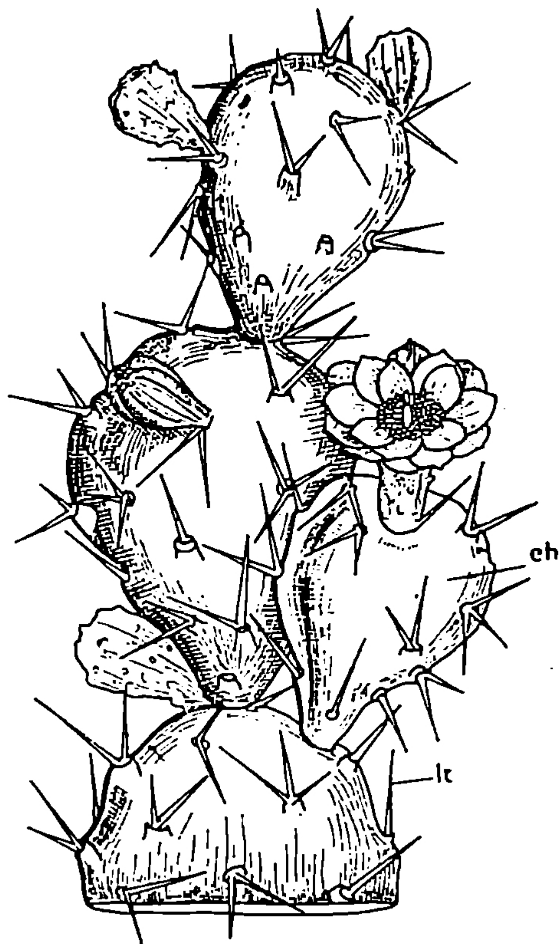
125. ábra. Összetett lomblevél típusai: A – párosan szárnyasan, B – páratlanul szárnyasan, C – tenyeresen összetett levél

a különböző levelűség *(heterofilia;* 126. ábra). A heterofilia különösen azokra a fajokra jellemző, amelyek először csak tőleveleket fejlesztenek, és csak később alakul ki a virágzó hajtás, mint pl. az összetett-ernyősvirágzatúak esetében. Az ánizson pl. 3 féle kialakulású levél figyelhető meg: a tőlevelek egyszerűek, karélyosak, a középső szárlevelek egyszeresen összetettek, szélesebb lemezűek, míg a hajtás felső harmadában szarvasagancshoz hasonló összetett és tagolt, keskeny levelű lemezek fejlődnek (126. ábra).

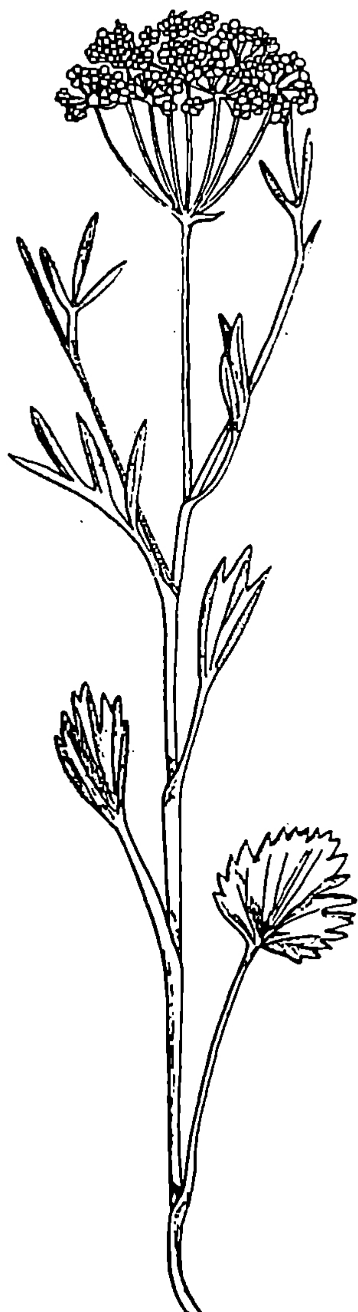
A levéllemezt a levélnyél kapcsolja a levélalaphoz. Sok fajon azonban egyáltalán nem fejlődik ki a levélnyél – ezek az *ülő levelek.* A kifejlett levélnyél lehet hengeres, félhengeres vagy szögletes, külsőleg a szárhoz hasonló, de rendszerint dorziventrális szimmetriájú. A levélnyél a lemeznél mechanikailag szilárdabb szerkezetű; kettős funkciója van: megfelelő távolságra tartja a lemezt a szártól, és az adott fényviszonyoknak mindig legmegfelelőbb helyzetbe irányítja a levéllemezt. Ennek elősegítésére a nyél alsó, ritkábban felső részén csukló alakulhat ki. A levélnyél általában kevés klorofillt tartalmaz, így az asszimilációban alig vesz részt. Egyes fajok levéllemezének a redukciója esetén viszont a levélnyél átveszi az asszimiláció munkáját, és ilyenkor ellemezesedik.

A levélalappal kapcsolódik a levél a szárhoz. A levélalap gyakran jellegzetes. Kétszikű növényeken gyakran két lemezzé módosul, – ezek a pálhalevelek, amelyek a lombos fáknál a levél kialakulása után rendszerint leesnek, más fajoknál viszont – pl. sok pillangós virágú növényen – a levél teljes élete folyamán megmaradnak és megzöldülve részt vesznek az asszimilációban. Jellegzetes levélalapja van a fűféléknek: hosszú, egyik oldalán nyitott levélhüvely. Az is előfordulhat, hogy maga a levélalap alakul a levélnyelet mozgató csuklóvá.

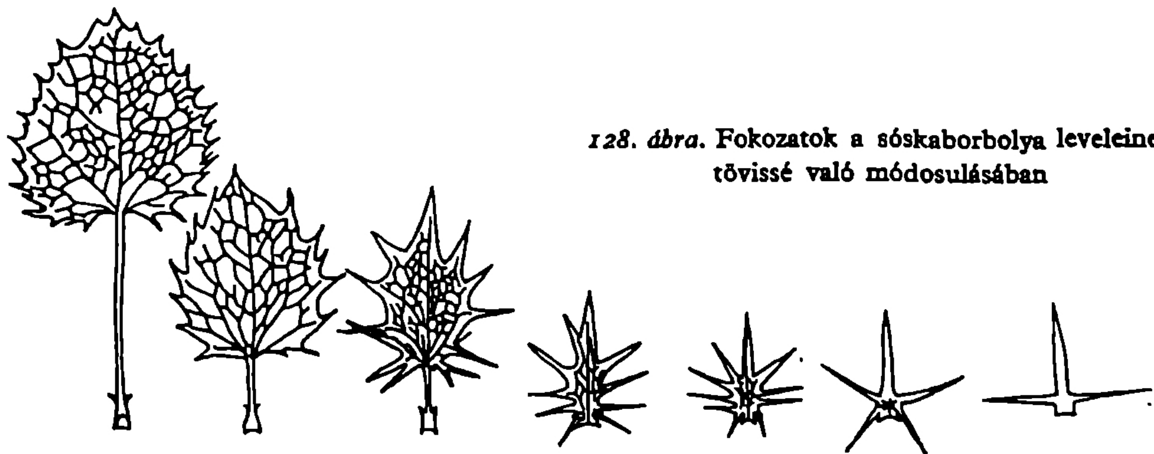
A különböző környezeti hatásokhoz való alkalmazkodás során, miként a növény más szervei, a levél is különbözőképpen módosulhat. A lemez szöveti szerkezetével kapcsolatban már említettük a szárazságtűrő növények jellegzetes vízraktározó leveleit, amelyek a vízraktározó szövetek kialakulása következtében tekintélyes vastagságot érhetnek el, s lemezük húsos állományú lesz. A még fokozottabban szárazabb körülmények között élő növényeken előfordul, hogy az egész levél tövissé módosul, ami a párolgási felület csökkentése mellett egyben védelmet is jelent (127. ábra). A sóskaborbolya hajtásán a levél tövissé módosulásának több fokozatát figyelhetjük meg (128. ábra). A kapaszkodó növényekre jellemző a levél- vagy levélkekacs kialakulása. Az előbbin az egész levéllemez fonalszerűvé válik, amely a növény útjába kerülő támasztékra (más növények, kerítés



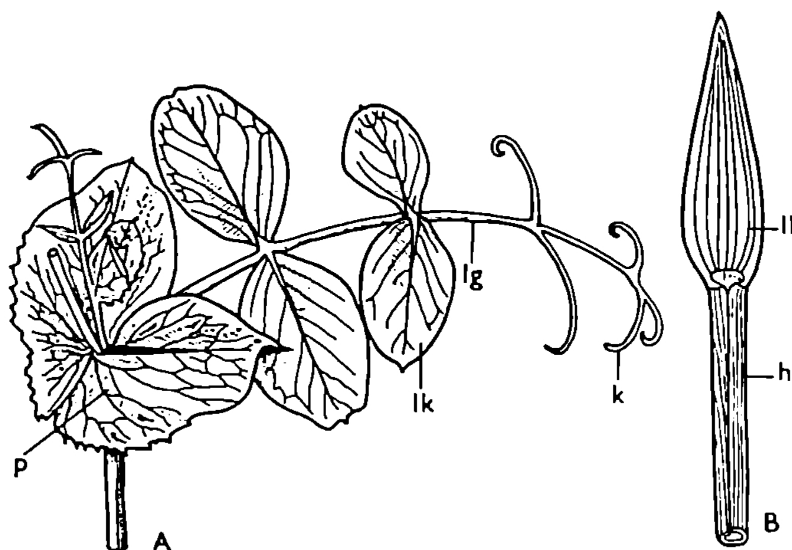
127. ábra. Levéltövisek az *Opuntia* sp. ellemezesedett hajtásán: eh – ellemezesedett hajtás; lt – levéltövis



126. ábra. Az ánizs különbözőlevelűsége (heterofilia)



128. ábra. Fokozatok a sóskaborbolya leveleinek tövissé való módosulásában



129. ábra. A levélalap módosulásai: A – összetett levél pálhává módosult levélalappal; p – pálha; lg – levélgerinc; k – levélkekacs; lk – levélke; B – hüvellyé módosult levélalap; h – levélhüvely; ll – levéllemez

stb.) rácsavarodik, – ilyen esetben az asszimilációt gyakran a két nagy lemezes pálha veszi át (129. ábra). A pillangós virágú növények összetett levele esetében gyakran csak a felső levélkék módosulnak kaccsá (129. ábra).

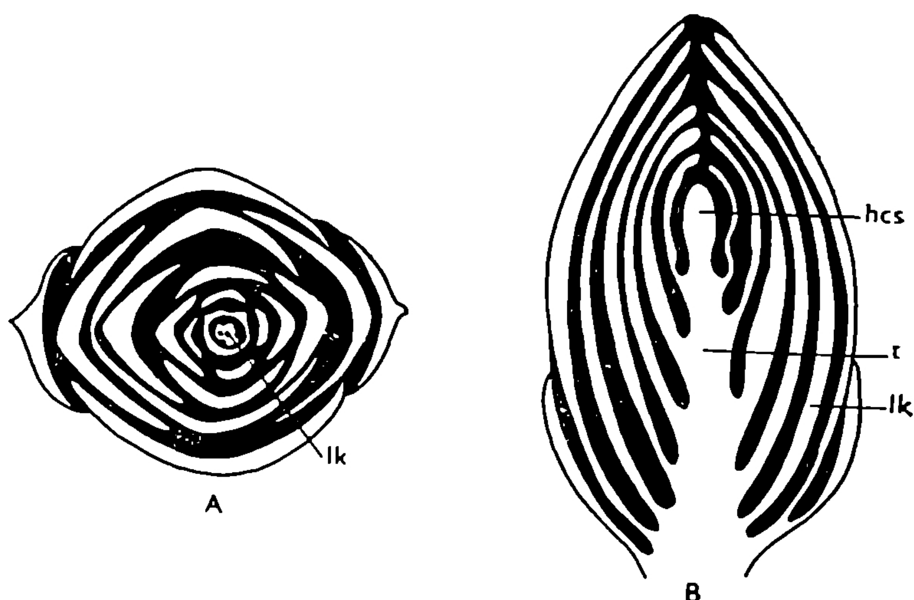
A levélalap lemezes kialakulása pálhává már maga módosulást jelent. A pálhák azonban még tovább módosulhatnak, pl. tövissé módosult pálhája van az akácnak.

A RÜGY KIALAKULÁSA, TÍPUSAI, RÜGYKIBONTAKOZÁS

A rügy a fiatal hajtásnak (hajtáskezdeménynek) az éghajlati viszonyok következtében kialakult formája.

Az egyéves lágyszárú növényeknek a csíra rügyecskéjéből *(plumula)* kifejlődött hajtásból alakul ki a teljes föld feletti hajtásuk. A hajtástenyészőkúp jellegzetes szerkezetéről már részletesen szóltunk. A hajtáscsúcs osztódó szöveteit a tenyészőkúpon akropetális irányban fejlődő levélkezdemények borítják, és ezáltal védik. Az idősebb, tehát a hajtáscsúcstól távolabb levő levélkezdemények hónaljában fejlődnek az oldalhajtás-kezdemények, amelyek kialakulása során jön létre az egész hajtásrendszer. A tenyészőkúpon a levél, ill. az ezek hónaljában fejlődő oldalhajtás-kezdemények mindig az ún. szárcsomókból – nóduszokból – erednek. Két szárcsomó közötti részletet szártagnak *(internódium)* nevezzük. A hajtástenyészőkúpon a merisztéma osztódása idején a szárcsomók még nagyon közel vannak egymáshoz, ez a rövid szártagúság. A hajtás kialakulása során a sejtek nyúlási szakaszba jutva megnagyobbodnak, ezáltal a hajtás hosszú szártagúvá válik. A lágyszárú egyéves növényekkel szemben, amelyek egyetlen vegetáció után elpusztulnak, az évelő növények évről évre áttelelnek és minden évben új szerveket fejlesztenek. Ezt a folyamatos továbbfejlődést biztosítják a *rügyek,* amelyek tulajdonképpen hajtáskezdemények. A rügy fejletlen állapotban levő, rövid szártagú hajtás (130. ábra); a *tengelyrészéből,* a nagyon rövid szártagokkal elválasztott nóduszokból erednek a *levélkezdemények,* míg maga a tengelyrész *hajtástenyészőkúpban* végződik. Ezt a hajtástenyészőkúpot a levélkezdemények és gyakran az alsóbb nóduszokból eredő allevél értékű *rügypikkelyek* beborítják. Végeredményben a rügy jellegzetes felépítése megvédi a téli időszak alatt a növény további gyarapodását biztosító hajtáskezdeményeket a kedvezőtlen külső behatásoktól. A rügyek helyzete már a hajtástenyészőkúpon meghatá-

130. ábra. Az orgona levélrügye: A – keresztmetszet; B – hosszmetszet; hcs – hajtáscsúcs; t – tengelyrész; lk – levélkezdemény



rozott. Természetes körülmények között mindig levelek hónaljában, tehát a fajra jellemző levélállásnak megfelelően (l. később) jönnek létre. Kialakulásuk nyáron indul meg, és az őszi levélhullás előtt befejeződik. A *levélrügyek*en kívül ismerünk ún. *virágrügyek*et is (40. kép), és *vegyes rügyek*et, amelyekből lombleveles hajtás és virág is fejlődik. A rügypikkelyekkel borított rügyeket *fedettek*nek nevezzük. Ha a rügypikkelyek teljesen beborítják a rügyet, akkor a fedett rügy zárt (37. kép), míg ha a lomblevél-kezdemények a rügy csúcsán a pikkelyek alól kilátszanak, – a rügy fedett, de nyílt szerkezetű. Azok a rügyek, amelyeken rügypikkelyek egyáltalán nem fejlődnek, vagyis a tenyészőkúpot csak a lomblevél-kezdemények borítják, ún. *csupasz rügyek.* A legtöbb rügy jól látható, tehát szabad, míg ritkábban (platánon) a rügyet a levél alapja betakarja, vagyis a rügy rejtett. Előfordul, hogy egy levél hónaljában nemcsak egy – vagyis a főrügy – alakul ki, hanem e mellett vagy fölött mellékrügyek is létrejönnek.

A rendes rügyekkel, vagyis a szabályos módon és szabályos időben kifejlődő rügyekkel szemben lehetnek a növénynek ún. *alvó rügyei,* amelyek csak akkor fejlődnek ki, ha a rendes rügyek elpusztulnak. A fás növények megcsonkítása esetén a sebzés helyén szabálytalan módon is jöhetnek létre ún. *járulékos rügyek,* amelyek hajtássá fejlődve, az elvesztett asszimilációs felületet pótolják.

A rügy csúcsi részétől az alapi rész felé haladva, szárcsomónként idősebb levélkezdemények, ill. olyan fiatal levelek helyezkednek el, amelyeknek lemezei részben már kialakultak. Ezeknek a fiatal leveleknek a rügy belsejében minimális terület áll rendelkezésükre, ezért lemezük fajonként különböző módon be van gyűrődve. A fiatal levelek elhelyezkedése a rügyben a *türemlés,* amely a rügy *borulás*ával, vagyis a rügyet felépítő levelek egymáshoz való viszonyával együtt az egyes fajokra jellemző lehet. Fajra jellemző továbbá a rügyek hajtáson való megjelenése, nagysága, alakja és szerkezete is, úgyhogy a rügyvizsgálat alapján a növényfajok azonosíthatók (l. rügyhatározók).

A rügyek ismerete – a faj azonosításon túlmenően – a kertészeti gyakorlatban is nagyon fontos. A rügyek felhasználásával végzik az ún. szemzést, vagyis a kertészeti gyakorlatban már bevált, ill. kinemesített fajta (pl. nemesített gyümölcsfajta) rügyeit, az ún. vad alany szemző ágába vive, a fajta vegetatív úton könnyen elszaporítható. A nemes fajták gyors elszaporítására gyakran nem egyes szemeket, hanem rügyes hajtásokat (oltóág) oltanak át a vad alany hajtástengelyére. *Micsurin* kísérletei alapján szemzéssel, ill. oltással sikerült délibb éghajlaton élő gyümölcsfákat hidegebb területeken is meghonosítani.

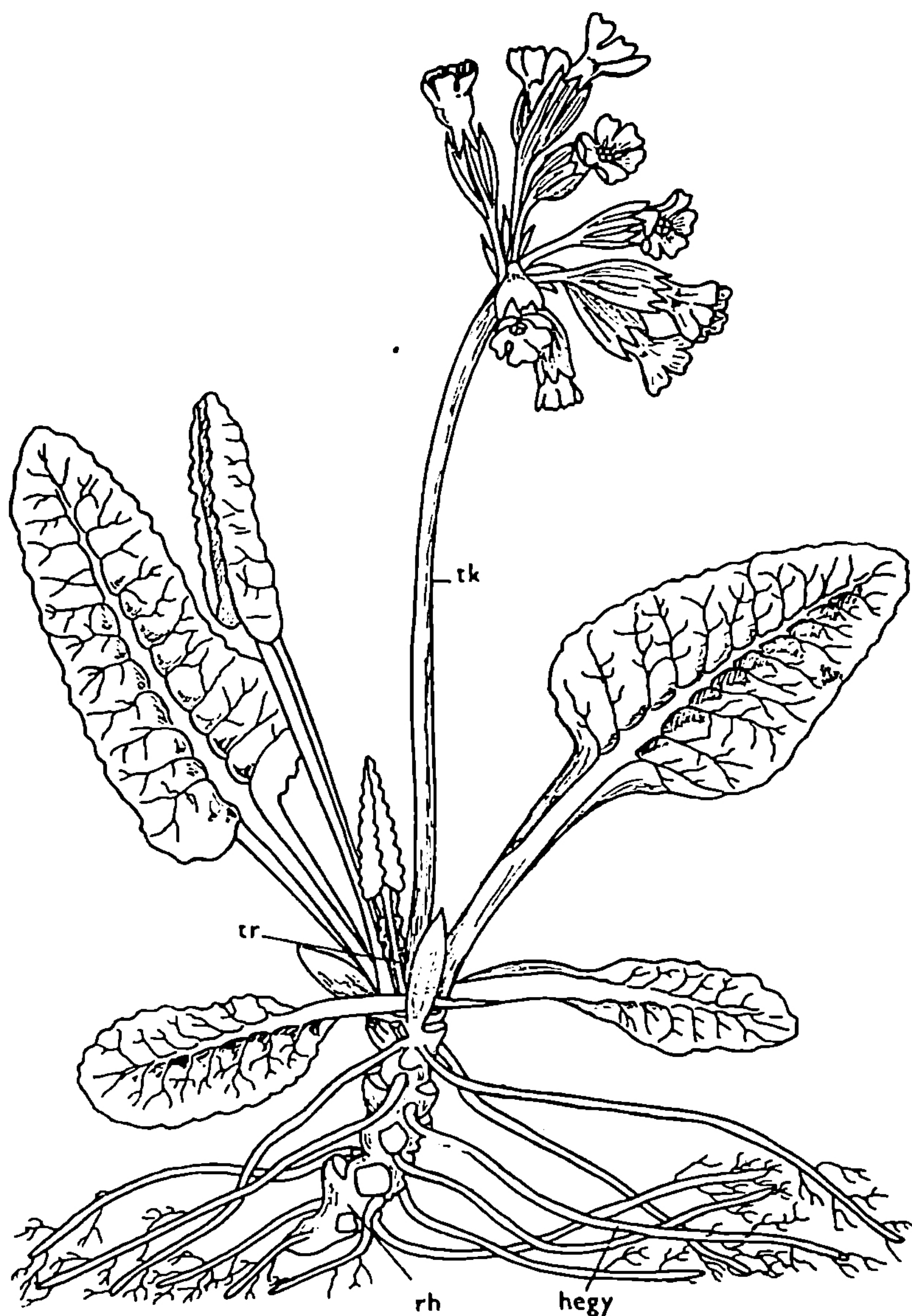
A rügyek a kedvező körülmények (hőmérséklet, nedvesség, fény) hatására kezdik meg kibontakozásukat. Az egyes fajok rügyfakadása nagyon eltérő időben következik be. Különbség tapasztalható ugyanazon faj, virág-, ill. levélrügyeinek kibontakozása között is, pl. sok gyümölcsfa, cserje virágrügyeinek kibontakozása megelőzi a levélrügyekét (41. kép). A fedett rügyek kibontakozása úgy indul meg, hogy a rügypikkelyek a felső oldalukon erősebben növekedve kihajolnak (38. kép), majd a szártagok fokozatos megnyúlásával megindul a hajtás kifejlődése (39. kép). A legtöbb faj rügypikkelye a rügy kibontakozása után rövidesen lehullik. Varratuk (leválási helyük) azonban a száron jellegzetes gyűrűzöttség formájában megfigyelhető.

A FIATAL HAJTÁS SZERVEZŐDÉSE

A hajtás – mint már említettük – szárcsomókból *(nódusz)* és szártagokból *(internódium)* épül fel. A hajtás oldalképletei (levél, oldalhajtás) mindig a szárcsomókból erednek. A hajtáskezdemény rövid szártagú, vagyis nóduszai nagyon közel helyezkednek el egymáshoz. A hajtás kialakulása során az internódium nyúlásának mértéke szabja meg a szártag hosszát. Általában ugyanazon a növényen is különböző a szártagok hossza. A lágyszárú növényeken gyakori, hogy a tőnél rövid szártagú a hajtás, feljebb haladva fokozatosan hosszabbodnak a szártagok, míg a hajtás felső harmadában ismét rövidülnek. Vannak olyan lágyszárú növények is, amelyeknek szártagjai a hajtás kialakulása során egyáltalán nem nyúlnak meg, – ezek a tőrózsás növények. Más fajoknak tavasszal tőrózsája fejlődik, majd a virágok kialakulásának idején hosszú szártagú hajtás alakul ki. Az ún. kétéves lágyszárú növények az első évben virágot még nem fejlesztenek és az egész vegetáció során tőrózsásak maradnak, míg a második évben hosszú szártagú hajtáson alakul ki a virág, ill. a virágzat (131. ábra).

A fiatal hajtástengelyt a levéllel kapcsolatban már ismertetett protodermából állandósuló elsődleges bőrszövet, az epidermisz borítja. A hajtás epidermisz-sejtjei között, általában kevesebb sztóma fejlődik, mint a levélen. Nagyon gyakori a hajtásokon a trichomák képződése. A fiatal hajtást felépítő szövetek a hajtáscsúcsból vezethetők le. A tenyészőkúptól bizonyos távolságra, éles határ nélkül megindul a tenyészőcsúcs merisztémás szöveteinek a differenciálódása, végül állandósulása. Ezekhez a zónákhoz az évelő, vastagodó szárú növényeken még az ún. másodlagos vastagodási zóna csatlakozik (132. ábra).

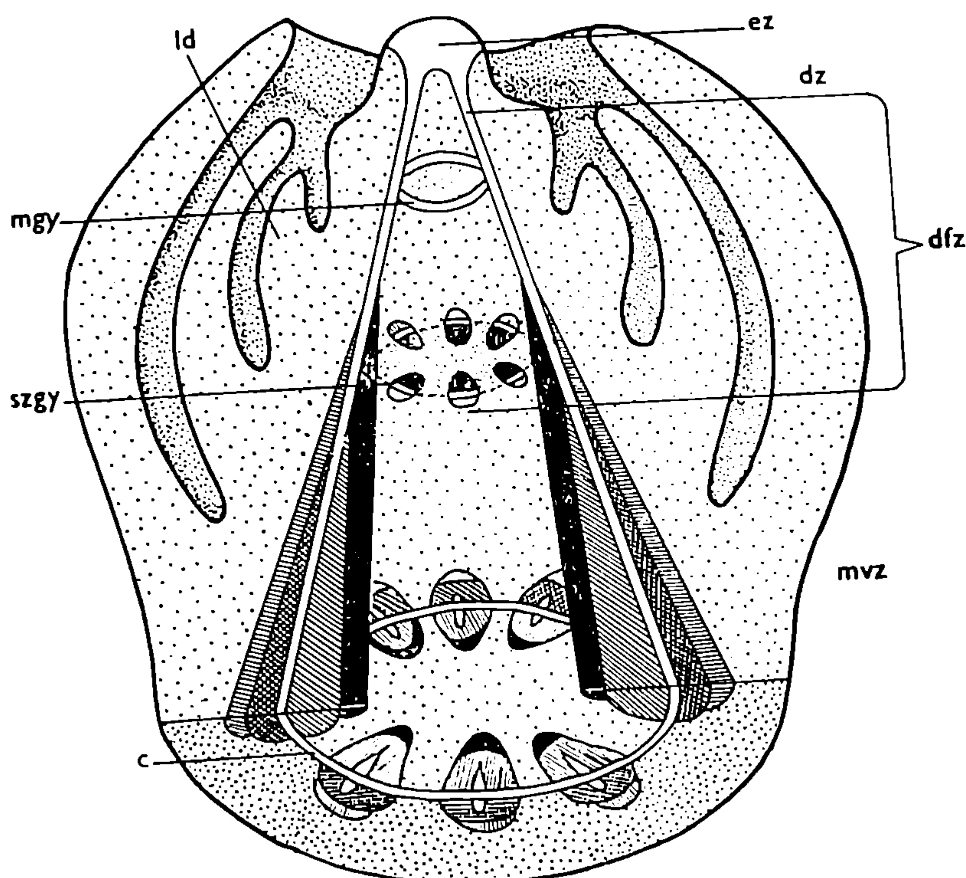
A harasztok, a nyitvatermők, és a kétszikű zárvatermők esetében specifikus festési és hisztokémiai eljárással a determinációs zónában egy jellegzetes gyűrűt lehet kimutatni, amely a környező – már vakuolizálódott sejtekből álló – szövetektől eltérően, még embrionális sejtekből áll, ezért a hajtáscsúcs embrionális szöveteiből visszamaradt ún. *maradék merisztémának* is nevezik. A megfigyelések szerint a hajtáskezdeményen két irányban indul meg a sejtek differenciálódása: egyrészt a levéldudorok alapjától befelé (elsődleges kéreg), másrészt a hajtás központi részétől kifelé (bél), és a két irányban differenciálódó szövettáj között marad vissza a merisztéma-gyűrű. Az idevágó kutatások mai állása szerint ebből az összefüggő merisztéma-gyűrűből alakul ki a szár szállítószövet-rendszere. Ennek egyik módja az, hogy minden sejt hosszanti falakkal történő osztódással prokambiummá alakul, ilyenkor az összefüggő prokambium-gyűrűből kifelé összefüggő háncsgyűrű, befelé összefüggő fagyűrű differenciálódik, míg a kettő között a prokambium osztódóképes marad és mint kambium működik tovább. Gyakori a másik differenciálódási mód is, amikor a primér merisztéma-gyűrűnek nem minden sejtje alakul prokambiummá, hanem a hosszanti osztódással prokambiummá alakuló kötegei között parenchimatikus



131. ábra. Tavaszi kankalin: rh – rhizóma; hegy – hajtáseredetű gyökér; tr – tőrózsa; tk – tőkocsány

elsődleges bélsugarak differenciálódnak. Ebben az esetben a fiatal szár szállítószövetrendszere nyalábos felépítésű lesz. *A hajtás szöveteinek állandósulása során bőrszövetrendszer, szállítószövet-rendszer és alapszövet-rendszer alakul.* Ezeknek a szövetrendszereknek az elrendezéséből és a kialakuló elemekből nemcsak a nagyobb rokonsági egységekre (törzsekre), hanem részletesebb vizsgálatokkal az egyes fajokra is következtetni lehet. A szár szerkezetének megismeréséhez elsőként a kétszikű zárvatermő növények fiatal hajtásainak a felépítését mutatjuk be – néhány jellegzetes példán.

A harasztokra jellemző adatokra az alaptípus megismerése után térünk ki röviden, míg



132. ábra. Kétszikű növény hajtásának (hossz- és keresztmetszet kombinációs) vázlatos rajza: ez – embrionális zóna; dz – determinációs zóna; dfz – differenciációs zóna; mvz – másodlagos vastagodás zónája; ld – levéldudor; mgy = merisztéma gyűrű; szgy – szállítónyalábok gyűrűje; c – kambium

a nyitvatermők korán vastagodó szárának szerkezetéről a szár másodlagos vastagodásával kapcsolatban szólunk részletesebben.

A hajtás szöveti szerkezetének vizsgálatára internódiumból készült kereszt-, ill. hosszmetszetek felelnek meg a legjobban. A szár szállítószövet-rendszerét felépítő levélnyalábok (nyomnyalábok) ugyanis a nóduszokban lépnek be a szárba és kapcsolódnak a már meglevő szállítószövet-rendszerhez, ami megnehezíti a szövettani viszonyok tanulmányozását. A bőrszövet-rendszeren belül a kétszikű szár keresztmetszete két nagy szövettájra osztható. A *külső szövettáj*at elsődleges kéregnak nevezzük – ez hengerpalástszerűen öleli körül a *belsőbb szövettáj*at, vagyis a központi hengert. Az elsődleges kéreg alapszövetrendszerből épül fel. A bőrszövet alatt, gyakran egy vagy több sejtsor szélességben szilárdításra alkalmas hipodermisz alakul. Fiatal szárak hipodermiszét nagyon gyakran az ún. sarkos vagy lemezes *kollenchima* alkotja, amely élő sejtekből áll, nyúlásra alkalmas, emellett azonban fokozza a szár szilárdságát is. Hengeres szárak esetén az ilyen hipodermisz összefüggő gyűrűt alkothat az epidermisz alatt, míg a bordás, vagy négyszögletes szárakon csak a bordák vagy szögletek irányában alakul ki, s a köztes területeknél klorofill-tartalmú parenchima *(klorenchima)* helyezkedik el. A hipodermisz alatt az elsődleges kéreg a fajtól függően keskenyebb vagy szélesebb, laza, intercellulárisokat tartalmazó parenchima-szövetből épül fel. A kéreg parenchima-sejtjeiben gyakori a kristálykiválás, egyes fajok elsődleges kérgében illóolaj- és gyantajáratok, esetleg tejnedvtartók is kialakulhatnak.

Az elsődleges kéreg legbelső sejtsora, az ún. *kéreghatár* a legtöbb kétszikű növényben nem alakul vastagodott falu endodermisszé (l. gyökér), hanem vékony falu parenchimasejtekből áll, amelyekben nagyon gyakran keményítő válik ki, — ez az ún. *keményítős hüvely*. A kéreghatár keményítőtartalmát a hajtás az öregedés során elveszti; ilyenkor a kéreghatár helyzete már nem mindig állapítható meg. A föld feletti hajtásokkal szemben a földbeni hajtásokban (rhizóma) gyakran megvastagszik a kéreghatár, és a gyökér endodermiszéhez hasonlóvá válik.

Az elsődleges kérgen belül elhelyezkedő központi henger külső szövettája az ún. periciklus, amely a kéreghatártól a szállítószövet-rendszerig terjed, tehát helyzetében a gyökér perikambiumához hasonlítható. A periciklus azonban a perikambiummal szemben kevésbé osztódóképes, általában sok sejtsor széles és gyakran rostokból álló szilárdító szövetként működik.

A hajtás szállítószövet-rendszere mindig összetett, vagyis kész tápanyagot szállító háncsrészből és a felszívott tápanyagot szállító farészből áll. A kétszikű szárra jellemző, hogy a háncs- és farész fejlődése, vagyis új elemek képződése a háncs- és farész irányában, az osztódóképes állapotban maradó kambium következtében mindig biztosítva van. Főleg kétszikű fás növényekben gyakori, hogy a fiatal szár szállítószövet-rendszere összefüggő (132. ábra), vagyis amint az elsődleges merisztéma-gyűrű differenciálódásánál már említettük: a gyűrű minden egyes sejtje prokambiummá alakul. A prokambiumból kifelé összefüggő háncs-, befelé összefüggő fagyűrű differenciálódik, míg a kettő között visszamaradó kambium mind a háncsot, mind a fát folyamatosan új elemekkel gyarapítja (43. kép).

A prokambiumból legelőször állandósuló szállítóelemek, az ún. *ősi háncs- (protofloém)*, ill. *ősi fa- (protoxilém) elemek*, ezek általában kisebb üregűek, mint az utánuk állandósuló elsődleges háncs- *(metafloém)* és elsődleges fa- *(metaxilém)* elemek. Az elsődleges háncselemek kialakulása során az ősi háncselemek – a kambiumtól távolodva – kifelé tolódnak, nagyon gyakran elrostosodnak, és az elsődleges háncsgyűrű fölött háncskoronát alkotnak. Az elsődleges faelemek az ősi faelemeket maguk előtt, vagyis a bél irányába tolják; ezek a bélszövetbe benyúló ősi faelemek alkotják a bélkoronát. A kétszikű növények elsődleges háncsrésze rostacsőből, kísérősejtből, háncsparenchimából, kambiform-sejtből épül fel, de egyes családokra (pl. rózsafélék) jellemző, hogy rostacső és kísérősejt nem alakul, hanem a szállítást az ősibb felépítésű rostasejt végzi. Ezek az eddig felsorolt elemek összefoglaló néven a leptomot alkotják. A kétszikű növényekben nagyon gyakori, hogy az említett vékony falú élő elemek mellett vastag falú, elhalt háncsrostok is létrejönnek. A háncsrostot tartalmazó háncsrésznek *floém* a neve.

Az elsődleges farészt felépítő vízszállító sejtek (tracheidák), vízszállító csövek (tracheák), és faparenchima összefoglaló neve: *hadrom*. A kétszikű növényekre jellemző farost megjelenése már az elsődleges farészben nagyon gyakori, s a farostot is tartalmazó farész neve: *xilém*.

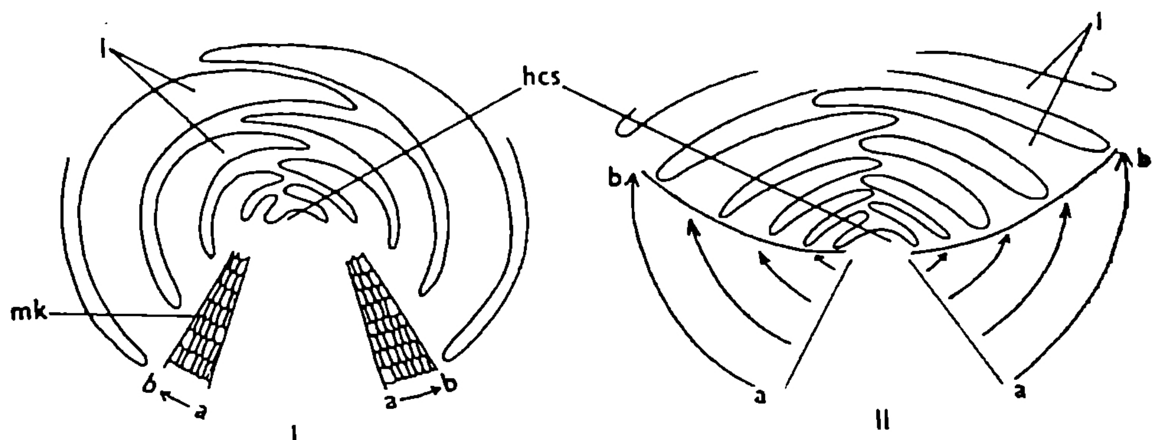
Ha a primér merisztéma-gyűrű nem minden sejtje alakul prokambiummá, a fiatal szár szállítószövet-rendszere nyalábos felépítésű lesz (42. kép). Ezeket a nyalábokat a bélszövethez hasonló parenchimatikus bélsugarak választják el egymástól. A nyalábok körül nagyon gyakori az alapszövet-eredetű nyalábhüvely megjelenése, amely vagy intercelluláris nélküli parenchimából, vagy rostokból épül fel. Rostos nyalábhüvely esetén a kambium irányában nem alakulnak ki rostok, tehát itt a hüvely megszakad. A kétszikű növények nyalábos szállítószövet-rendszere többnyire kollaterális nyílt szerkezetű, vagyis a háncs- és farész egy oldal mentén érintkezik egymással a kambiumon keresztül. Ezek a nyalábok elhelyezkedhetnek egy vagy több koncentrikus kör mentén is. Egyes családokra (pl. tökfélék) jellemző, hogy a nyalábok bikollaterálisak (44. kép): a háncs nemcsak kívülről, hanem belülről is csatlakozik a farészhez. A külső háncs és a farész

közötti kambium megtartja osztódóképességét, míg a belső háncs és fa közötti kambium korán állandósul. A legtöbb kétszikű növény szára képes kisebb-nagyobb mértékben másodlagos vastagodásra. A másodlagos szár kialakulására később térünk ki.

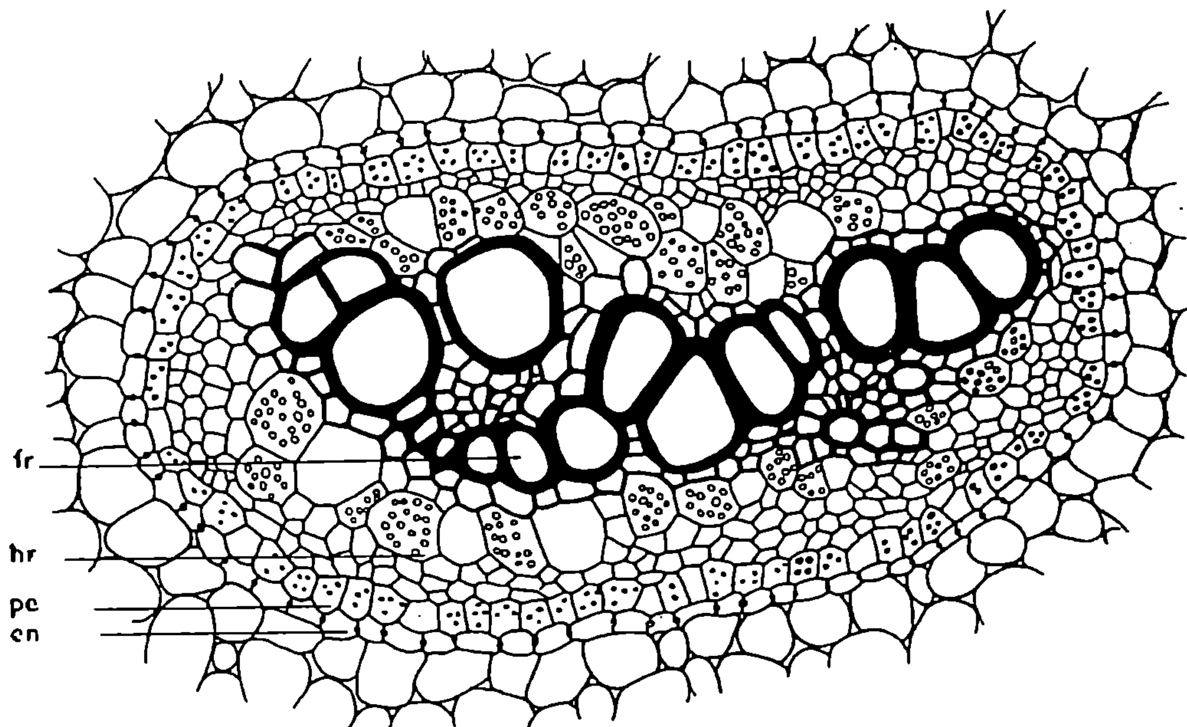
A nyitvatermők fiatal hajtásának szállítószövet-rendszere – a kétszikűekéhez hasonlóan – gyakran kollaterális nyílt nyalábokból épül fel. Nagy a különbség azonban a kétszikűekhez viszonyítva a szállítóelemek kialakulásában, mert a háncsrészt csak az ősibb rostasejtek és háncsparenchima építi fel, a farész pedig csak az ősibb jellegű vízszállító sejtekből (tracheidákból) áll. A nyitvatermők szárszerkezetével részletesebben a hajtás másodlagos vastagodásával kapcsolatban foglalkozunk majd.

Mielőtt a tenyészőkúp rövid szártagú internódiumaiban megindulna a nyúlásos növekedés – a hajtáskezdemény jelentősen megvastagodik, vagyis ún. *elsődleges vastagodás* következik be. Az elsődleges vastagodás mindenekelőtt az egyszikűekre és a harasztokra jellemző, vagyis azokra a növényekre, amelyek másodlagosan – kevés kivételtől eltekintve (l. másodlagos vastagodás) – nem vastagodnak, tehát a szár teljes szélességét már az elsődleges kialakulás során elérik. A másodlagosan vastagodó kétszikűek, ill. nyitvatermők elsődleges vastagodása többnyire jelentéktelen és alig megfigyelhető. Az egyszikűek elsődleges vastagodása a tenyészőkúp által létrehozott legelső internódiumban kicsi, viszont a növény korával fokozatosan nő, és csak a virágok kialakulásának kezdetén csökken ismét. Ezt a szár vastagságában bekövetkező jellegzetes folyamatot „erősödési növekedésnek" is nevezik. Az erősödési növekedés két folyamatból tevődik össze: először a tenyészőkúp merisztémája szélesedik ki, majd ennek következtében fokozódik az internódiumok szélessége, és a szárrészek egyre vastagabbak lesznek. Az erősödési növekedés az oldalszervek képződésére is kiterjed. Az egyszikűek elsődleges vastagodása a tenyészőkúp közelében kialakuló, a levélkezdemények és a központi henger között húzódó merisztémaköpenyből indul ki, amely a felülettel párhuzamos sejtfalakkal osztódva ív alakú szövetrészeket hoz létre. A kambiumszerűen működő merisztéma-köpeny működési ideje szabja meg az elsődleges vastagodás mértékét (133. ábra). Nagyon hosszú működési idő eredményeképpen jönnek létre pl. a pálma-„fák" nagy vastagságot elérő törzsei is.

Az egyszikű növények szárának szerkezetére jellemző, hogy a szállítószövet-rendszer nyalábos felépítésű, viszont *a nyalábok a kétszikű szárszerkezettel szemben szórtan, tehát nem koncentrikus körök mentén alakulnak ki.* A nyalábok összetettek, az elsődleges vastagodás befejezése után azonban új háncs-, ill. faelemek kialakulására nincs lehetőség,



133. ábra. Egyszikű növény elsődleges vastagodásának vázlatos rajza: I. a merisztémaköpeny kezdeti működése; II. a merisztémaköpeny erőteljes működése következtében a hajtáscsúcs besüllyed; hcs – hajtáscsúcs; l – levél; mh – merisztémaköpeny, amely b→a irányban működik



134. ábra. A saspáfrány hadrocentrikus nyalábjának keresztmetszete: fr – farész; hr – háncsrész; pe – periciklus; en – endodermisz

mert a kétféle szállítórész közvetlenül érintkezik egymással, s osztódószövet, kambium nem marad közöttük. Nagyon gyakori az egyszikűek között a kollaterális zárt szerkezetű nyaláb, vagyis a háncs- és farész egy oldal mentén érintkezik (45., 46. kép). Ezeket a nyalábokat körülvevő, gyakran rostos nyalábhüvely teljesen körülöleli a nyalábot, tehát a háncs és fa érintkezési részén sem hiányzik.

A kollaterális zárt szállítónyalábok mellett az egyszikűeken gyakori földbeni hajtásokban *(rhizóma)*, sok faj egyedeiben ún. koncentrikus, vagyis olyan nyalábok jönnek létre, amelyekben a háncsrész a nyalábban központi helyzetet foglal el, és ezt a farész teljesen körülveszi *(amfivazális, leptocentrikus nyaláb)* (47. kép).

Az egyszikű növények szállítóelemei mind a háncs-, mind a faelemek tekintetében hasonlók a kétszikűeknél leírtakéhoz, azzal a különbséggel, hogy háncs-, ill. farostok az egyszikűekben nem alakulnak ki.

A harasztok szállítóelemei közül hiányoznak a rostacsövek és a kísérősejtek, tehát a háncsrészben az ősibb rostasejt és háncsparenchima alakul ki. A páfrányok farészében nemcsak vízszállító sejtek (tracheidák), hanem ritkán vízszállító csövek (tracheák) is differenciálódnak. A páfrányok szárszerkezete alapvetően eltér az eddig ismertetett szártípusoktól. Szállítószövet-rendszerük ugyanis nemcsak a levelekből, a hajtástengelybe belépő nyomnyalábokból épül fel, hanem a páfrányok szárának ún. saját nyalábjai is vannak, amelyek egymással kapcsolatba lépve építik fel a szár szállítószövet-rendszerét. Ebbe kapcsolódnak be a levelekből belépő, sokkal vékonyabb nyalábok. A szár nyalábjai lehetnek kollaterálisak, de többnyire koncentrikusak, mégpedig ún. *amfikribrálisak* (hadrocentrikusak), vagyis a központban fekvő farészt teljesen körülveszi a háncsrész (134. ábra). A fa- és háncsrész között osztódószövet-kambium nincs; minden egyes nyalábot külön endodermisz, ezen belül pedig egy-sejtsoros periciklus vesz körül. Egyes felfogások szerint minden egyes, külön endodermisszel és periciklussal körülvett nyaláb egy-egy központi henger (sztéle). Ilyen alapon a páfrányok szára sok központi hengerből épül fel, ún. *polisztélés* szerkezetű.

A HAJTÁSTENGELY TÍPUSAI

A hajtástengely alakja szerint többnyire *hengeres* vagy *félhengeres*, egyes növénycsaládok fajaira jellemzően lehet *szögletes* (ajakosvirágúak) vagy *bordázott* (összetett ernyősök). Felülete lehet sima vagy csíkolt, kopasz vagy szőrökkel borított. A hajtás típusát elsősorban a szártag hossza szabja meg. Az ún. rövid, ill. hosszú szártagú hajtásokról már volt szó. A *hajtástengely fiatalon mindig lágyszárú*, vagyis epidermisszel borított elsődleges kérgében klorofillt tartalmazó, tehát asszimiláló szár, amelynek alapszövete főleg parenchimából épül fel, és a fásodást okozó lignin még nagymértékben nem rakódik a sejtfalakba. Az ún. lágyszárú növények egész élettartalmuk alatt sem fásodnak el, viszont az első vegetáció végén húsos, sok nedvességet tartalmazó száruk elpusztul, tehát áttelelésre nem alkalmasak.

Egyes fajok lágy szára hajlamos arra, hogy a vegetáció végén elfásodjék, vagyis a sejtfalakba nagyobb mennyiségű lignin rakódjék. A lágyszárú haszonnövényeknek ez a fásodása nagymértékben rontja a minőséget, pl. a takarmánynövényekét, mivel az elfásodó szárú takarmány etetésre alkalmatlan.

A lágyszár lehet felálló, mint pl. az üreges szalmaszár, amely úgy jön létre, hogy hajtáskezdemény-korban csak a gyűrű vagy henger alakú szárcsomókban osztódóképesek a szövetek, míg a szártagok szövetrendszere korán állandósul. A szárcsomók merisztémái egyszerre osztódnak, majd az ezt követő nyúlásos növekedés során, a hirtelen megnyúlás következtében a szártagok állandósult szövetei felszakadnak és a szár üregessé válik (interkaláris növekedés).

A *heverő szár*ra jellemző, hogy a talajra borulva fejlődik, és csak a virágos hajtásvégek emelkednek fel. Egyes heverő szárak a nóduszaikból ún. hajtásból eredő gyökereket fejlesztenek. Ezek a legyökerező, hosszú szártagok, indák ivartalanul szaporítják a növényt (135. ábra). A magvas növények hajtás-eredetű gyökerei legnagyobbrészt a szár periciklusából (endogén módon) erednek, amikor is egyes periciklus sejtek osztódása következtében szabályos gyökértenyészőkúp szerveződik, amely áttörve a kéreghatárt és az elsődleges kérget, kilép a hajtásból. A harasztok hajtás-eredetű gyökerei – a magvas növényekével szemben – a kéreghatárból erednek.

Egyes szárakon, pl. a szederen horgas szőrök (epidermisz-függelékek), vagy tüskék (emergencia) jönnek létre, amelyekkel a hajtások az útjukba kerülő támasztékokra akaszkodnak, más fajok viszont kapaszkodásra módosult szerveikkel rácsavarodnak.

Olyan növényeken, amelyek leveleiket rövid szártagú hajtáson hozzák létre, előfordul, hogy a hosszú szártagú hajtás egyetlen szártagból áll, amely a virágot vagy virágzatot viseli. Ezeken az ún. *tőkocsányok*on lomblevél soha nem fejlődik, a virágok közelében azonban fellevelek alakulnak (135. ábra).

A lágy szárral szemben a fás szár áttelel és több évig él, miközben évről évre vastagszik (l. alább a hajtásrendszer másodlagos vastagodását). A vastagodás során a vékony epidermisz helyét több soros paraszövet (másodlagos bőrszövet) borítja. A fás szár mindig elágazik, tehát hajtásrendszert alkot. Abban az esetben, ha a fás szárú hajtás közvetlenül a talaj felszíne fölött ágazik el, *cserjé*ről beszélünk. Az ún. *félcserjék*nek csak a tavasszal, tehát a vegetációs időszakon belül a legkorábban létrejött hajtásrészletei fásodnak el és telelnek át, míg a vegetáció során később szerveződő hajtásrészletek lágyszárúak maradnak, és ősszel elpusztulnak.

A *fa termetű* növényekre jellemző, hogy a talaj felszíne fölött, csak bizonyos távolságban ágaznak el, tehát *el nem ágazó törzsre és elágazó koronára tagolódnak.*

A föld feletti hajtásokkal szemben vannak olyan növények, amelyeknek csak a talajban fejlődik hajtásuk (rhizóma), pl. a mérsékelt égövi páfrányoknak. Előfordul, hogy a föld



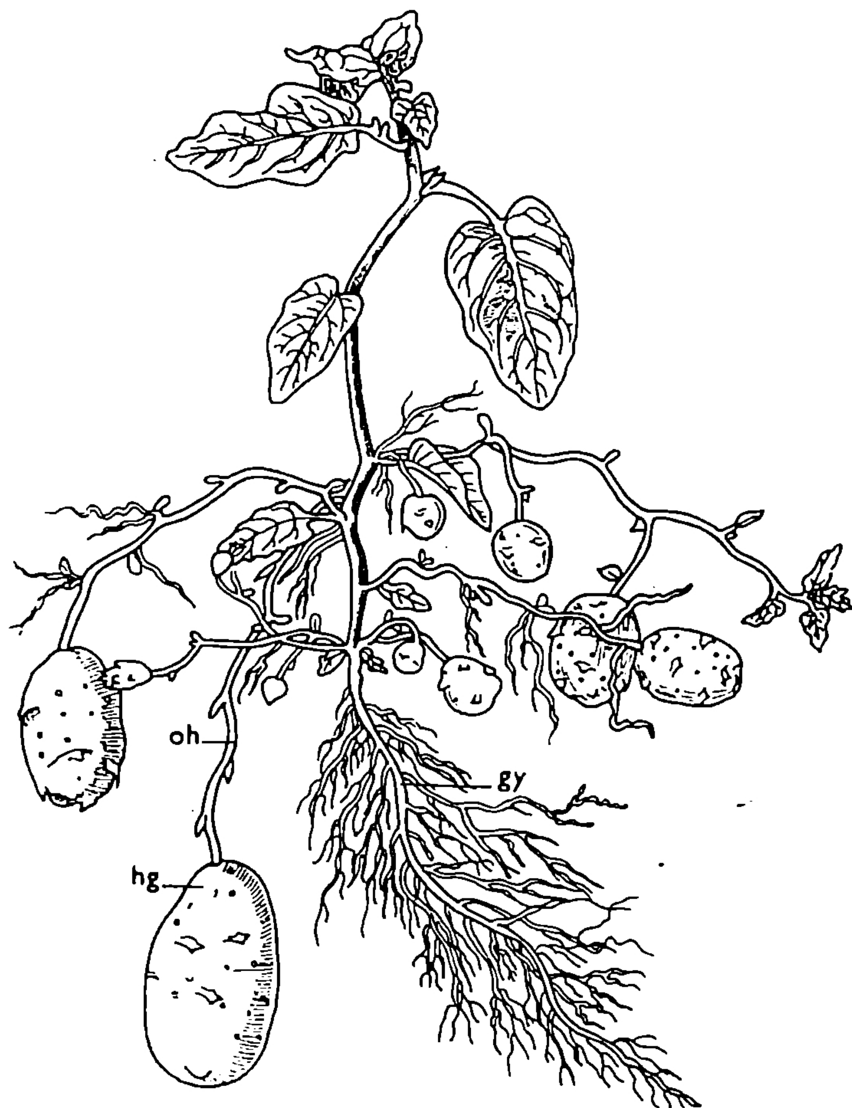
135. ábra. Illatos ibolya: rh – rhizóma; i – inda; hgy – hajtás-eredetű gyökér; tr – tőrózsa; tk – tőkocsány; fl – fellevél

feletti hajtások mellett földbeli hajtások is kialakulnak. A rhizóma barna színű, s szárcsomóinál pikkelyszerű alleveleket és ezek hónaljában rügyeket fejleszt. A föld alatti hajtás áttelel, évről évre új földbeli hajtástengelyeket fejleszt, amelyeknek rügyeiből lágyszárú, föld feletti hajtások szerveződnek. A legtöbb rhizóma vízszintesen nő a talajban *(plagiotróp)* A rhizóma korlátolt növekedésű, ha csúcsrügyéből fejlődik ki a föld feletti hajtás, és a csúcsrügyhöz legközelebb eső oldalrügyből fejlődik tovább a földbeli hajtás (135. ábra). Viszont korlátlan növekedésű a rhizóma akkor, ha a csúcsrügy hozza létre évről évre az új rhizómarészleteket, míg az oldalrügyekből fejlődik a föld feletti hajtás. Korlátlan és igen gyors növekedésű a gyöngyvirág rhizómája, amely kertbe ültetve néhány év alatt a szomszédban is elszaporodik, mivel rhizómája a kerítés alatt áthatol. A rhizómával tehát a növények ivartalanul és gyorsan terjednek. A függőleges *(orthotróp)* rhizómának gyakran főgyökér folytatása van. A rhizóma a vegetatív szaporodás mellett az esetek legnagyobb részében raktározást is végez, s a raktározott tápanyagoknak a felhasználásával hajt ki tavasszal az új föld feletti hajtás.

A tarack szintén földbeli hajtás, de a rhizómánál vékonyabb, hosszabb internódiumai vannak, és erősen elágazik. Tarackjáról nyerte nevét a gabonavetés egyik legszaporább gyomnövénye, a tarackbúza is, amelyet éppen a talajban szerteszét ágazó hajtásai következtében alig lehet kiirtani.

A rhizóma tulajdonképpen már maga is a földbeli életmódra módosult hajtás. Kimondottan raktározásra módosult földbeli hajtások még a hajtásgumó, a hagyma és a kettő közötti átmenetet képező hagymagumó.

A gumó esetén a hajtástengelyben raktározódnak a növény tartaléktápanyagai (pl. a keményítő). Gumóvá módosulhatnak a földbeli hajtások egyes részei, amelyeket korlátolt növekedés jellemez, s gyökereket általában nem fejlesztenek. Nóduszaikon apró pikkely-



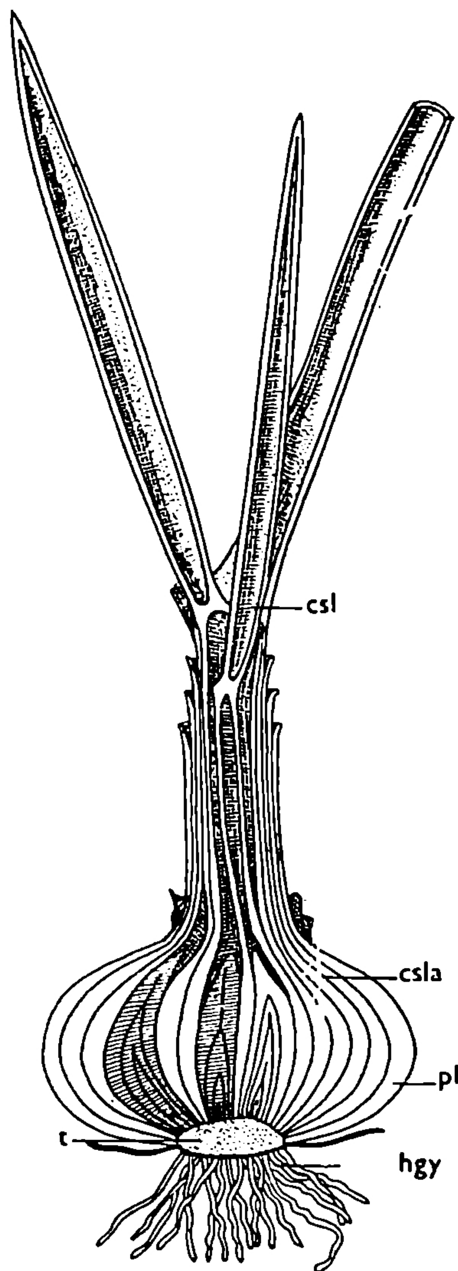
136. ábra. A burgonya hajtásgumójának kialakulása: gy – gyökér; oh – oldalhajtás; hg – hajtásgumó

levelek, ezek hónaljában pedig rügyek (szemek) fejlődnek. A földbeli hajtás módosulása a burgonyagumó is (136. ábra). Hajtásgumóvá módosulhat gyakran (pl. a retekféléken) az ún. hipokotil-szárrész is, amely a főgyökérben folytatódik, szintén tápanyagot raktározhat, s így a gumó képzésében részt vehet. Olyan gumók is létrejöhetnek, amelyeknek a kialakulásában a hipokotil, ill. a főgyökér különböző mértékben vesz részt. Raktározó hajtássá módosulhatnak, az epikotil szár egyes részletei is, ilyen pl. a karalábé.

A hagyma földbeli hajtástengelye tápanyagot nem raktározó, rövid szártagú ún. *tönk*, amelyről hajtás-eredetű, bojtos gyökerek fejlődnek. Itt a rövid szártagú tönk nóduszaiból fejlődő csöves lombleveleknek a talaj szintje alatt elhelyezkedő alapi részei raktároznak, amelyek a raktározás következtében húsos állományúakká válnak. A levelek hónaljaiban gyakran rügyek fejlődnek. A hagyma száraz külső burkoló-leveleit pikkely-leveleknek nevezik (pl. vöröshagyma, fokhagyma; 137. ábra). Az ún. csupasz hagyma esetében (liliom) a burkoló pikkelylevelek hiányoznak.

A föld feletti hajtások környezethez való módosulása közül megemlítjük a szárazságtűrésre berendezkedett növényeken lemezesen kialakuló hajtást, az ún. *fillokládiumot*, amely a párolgáscsökkentés végett redukálódott lomblevelek asszimilációs munkáját végzi. A kaktuszok gyakran – szintén a párologtatás csökkentéséhez történő alkalmazko-

137. ábra. A vöröshagyma hagymatestének hosszmetszete: hgy – hajtáseredetű (bojtos) gyökerek; t – tönk; csl – csöves lomblevél; csla – csöves lomblevelek megvastagodott alapi részei; pl – pikkelylevél



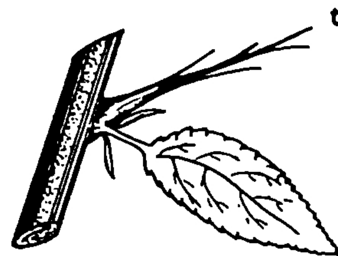
dás következményeként – egyetlen, el nem ágazó, zöld színű gömbbé fejlődnek, s rajtuk levelek egyáltalán nem jönnek létre. Húsos, lapos hajtása van pl. az *Opuntiának.*

Tövissé és kaccsá nemcsak a gyökér vagy a levél, hanem a hajtás is módosulhat. A hajtástövisek többnyire oldalhajtások módosulásai; rajtuk levelek és virágok is fejlődhetnek (138. ábra). A szőlő hajtásai kaccsá módosulnak. Egyes fajok hajtás-kacsain tapadókorongok is fejlődhetnek. A szervek kapaszkodásra való módosulása a fényviszonyokhoz való alkalmazkodás jele. A *lián* növények a talajban gyökereznek, de könnyen csavarodó hajtásaikkal pl. sűrű erdőkben idősebb fákra kapaszkodva nagy lombot fejlesztenek anélkül, hogy erőteljes hajtástengelyeket hoznának létre, asszimiláló leveleiket pedig ilyen módon az árnyékos területről a napfényre juttatják.

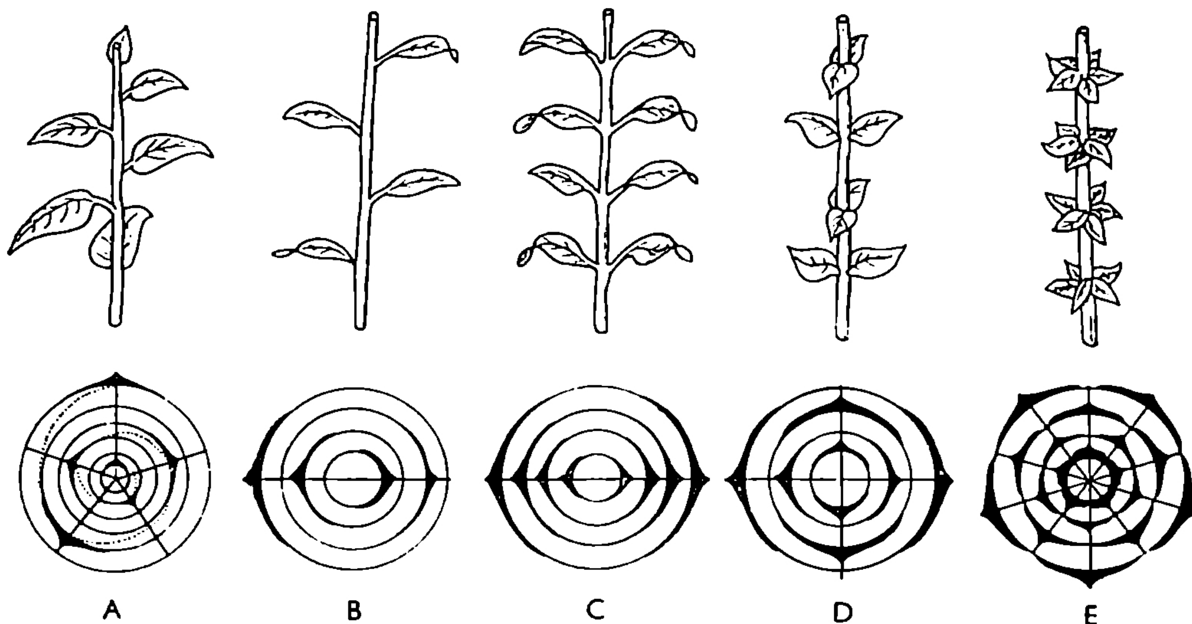
A LEVELEK ÉS OLDALHAJTÁSOK ELHELYEZKEDÉSE A HAJTÁSTENGELYEN

A hajtás jellegzetességét – az internódiumok hosszán kívül – elsősorban a leveleknek a hajtástengelyen való elhelyezkedése szabja meg. A hajtástengely oldalszervei (levelek, oldalhajtások, virágok) mindig a szárcsomókból erednek. Az egy szárcsomóból fejlődő levelek száma szabja meg a levélállást. Az oldalhajtások szabály szerint mindig a levelek (támasztólevél) hónaljából erednek, mégpedig minden levél hónaljából legtöbbször egyetlen oldalhajtás, és így végső soron a levélállás függvénye az egy nóduszból eredő oldalhajtások száma is.

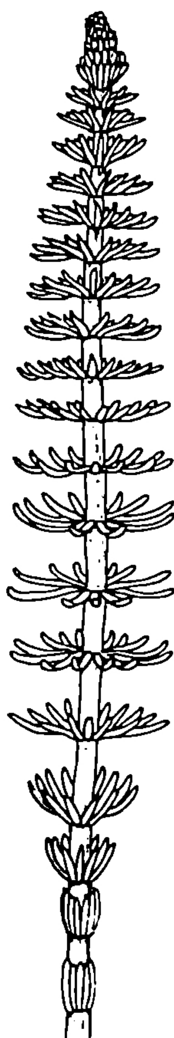
A levelek elrendeződése a száron a legtöbb esetben a fajra jellemző, azonban a sziklevelek és az első (primér) lomblevelek levélállása gyakran eltér ettől. A lomblevelek hajtáson való elrendeződése mindig olyan, hogy az asszimilációs felületet a legkedvezőbb fényviszonyok érjék (139. ábra).



138. ábra.
Tövissé módosult oldalhajtás; t – tövis



139. ábra. A levélállás típusai, különböző levélállású hajtások vázlatos rajza és az ezekhez tartozó levéldiagramok: A – szórt levélállás (divergencia szög 144°); B – kétsoros szórt levélállás (divergencia szög 180°); C – sorban átellenes levélállás; D – keresztben átellenes levélállás; E – örvös levélállás



Nóduszonként két vagy több levél eredése esetén *örvös*, egy levél eredésekor *szórt a levélállás.* Örvös levélállás esetén leggyakrabban két levél ered egymással szemben, vagyis a levélállás átellenes. A levélállás viszonyait legjobban az ún. *diagram* ábrázolja. A diagramban a középpont a tenyészőkúpot jelzi, az ezt körülvevő, kifelé nagyobbodó koncentrikus körök pedig sorrendben a hajtástengely egymás alatti nóduszait. Ezekre a nóduszokra rajzoljuk megfelelő helyzetben a leveleket, mégpedig a legbelsőre a legfiatalabb, kifelé fokozatosan az alsóbb, vagyis idősebb leveleket. Az egyes levelek középpontján át, a diagram centrumába húzott vonalak az ún. medián vonalak, amelyek alapján a két szomszédos levél által bezárt szöget *(divergencia-szög)* könnyen kiszámíthatjuk. Átellenes levélállás esetén az egy nóduszon eredő két levél mindig 180°-os szöget zár be egymással. Abban az esetben, ha az egymás alatti nóduszok átellenes levelei fedik egymást, akkor a levelek két sorban *(ortosztihon)* helyezkednek el a száron, vagyis *sorban átellenesek.* A több kétszikű családra jellemző (ajakosvirágúak, szegfűfélék) keresztben átellenes levélállás esetén két szomszédos nódusz levelei 90°-kal vannak elfordulva egymástól, tehát csak minden második levélpár fedi egymást: a levelek négy sorba rendeződnek a száron. Amennyiben az örvös levélállásnál nóduszonként 3 levél ered, – a szomszédos levelek divergencia-szöge 120°. A 3 levélből álló örvöknél két szomszédos nóduszon szintén elhelyezkedhetnek egymás alatt a levelek, vagyis a hajtáson 3 sorban. De két

140. ábra. A vízilófark soktagú örvös levélállása

szomszédos nódusz levelei köztes *(alternált)* helyzetben is eredhetnek, s ilyenkor a szomszédos nóduszok leveleinek állása olyan, hogy váltakozva helyezkednek el a hajtáson, vagyis összesen 6 sorban (139. ábra). Soktagú örvös levélállása van a vizilófark nevű növénynek (140. ábra), – az örvöt felépítő 8–12 levél keskeny-szálas. Általában megfigyelhető, hogy minél több levél ered egy nóduszon, annál kisebbek a levelek.

Nóduszonként egy levél eredése esetén szórt *(spirális)* a levélállás: ilyenkor az egymás alatti nóduszok leveleit csavarvonallal összekötve, kiszámíthatjuk két szomszédos nóduszon eredő levél divergencia-szögét, olyan módon, hogy két azonos síkban eredő levelet kiválasztva megszámoljuk a köztük eredő leveleket. Az érintett levelek száma kerül a nevezőbe, a számlálóba pedig az az értékszám, ahányszor a fedőlevél eléréséig a szárat megkerültük. Szórt levélállásban gyakori a kétsoros levélállás – pl. az összetett ernyősök családjában –, amikor a levelek összesen két ortosztihonban erednek a tengelyről, divergencia-szögük tehát: $1 \times 360°/2 = 180°$ (139. ábra). Gyakran előforduló szórt levélállás az ún. 2/5-ös (139. ábra), vagyis az az eset, amikor kétszer kerüljük meg a hajtást, miközben a 6. levél fedi a kiinduló levelet, s a divergencia-szög: 144°. Nem ritka a növényeken a 1/3-os szórt levélállás sem.

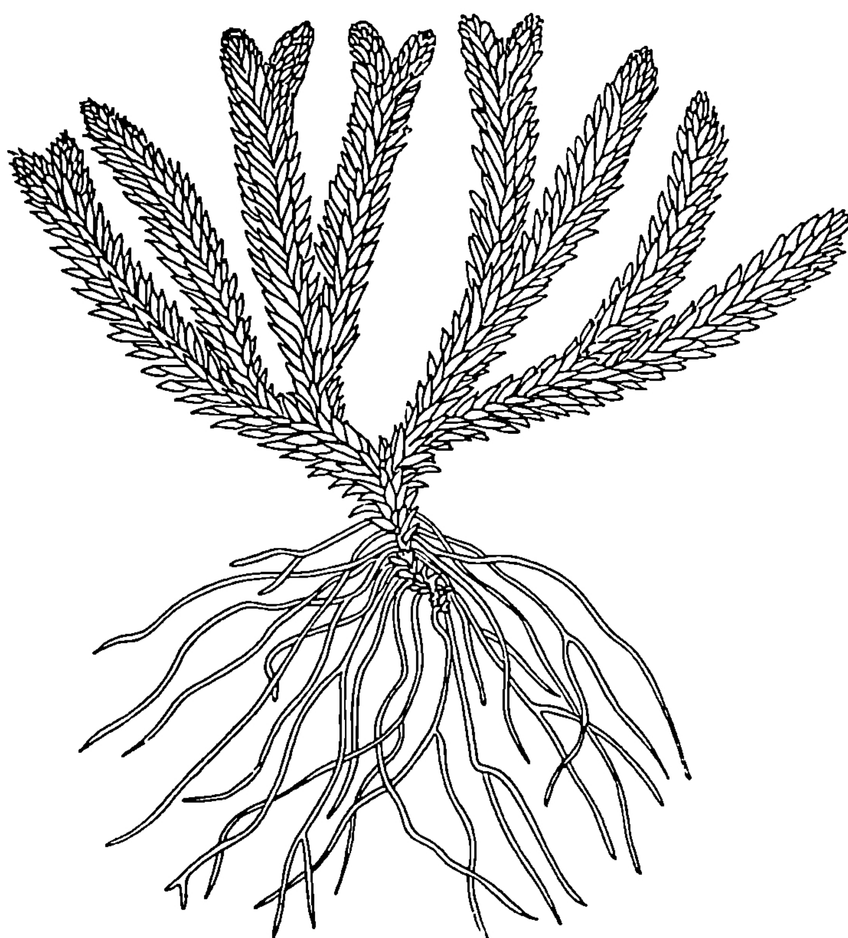
A tőrózsás növényeken, ahol a hajtás internódiumai nem nyúltak meg, vagyis a levelek látszólag egy nóduszban erednek, a legtöbb esetben szórt a levélállás, – ezek divergencia-szögének kiszámítása természetesen sokkal nehezebb. Mint már említettük, akár hosszú, akár rövid szártagú a hajtás, a lomblevelek mindig úgy helyezkednek el, hogy az adott fényviszonyokat a lehető legjobban kihasználják. Ennek következménye a levelek olyan elhelyezkedése a hajtáson, hogy egymást ne árnyékolják; egyes növényeken pedig ugyanazon a hajtáson különböző alakú és nagyságú levelek fejlődnek *(anizofilia)*.

A HAJTÁSTENGELY ELÁGAZÁSÁNAK TÖRVÉNYSZERŰSÉGEI

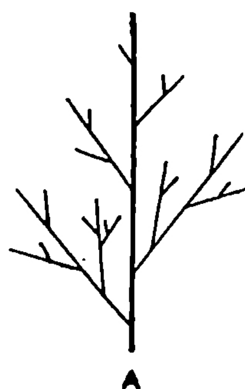
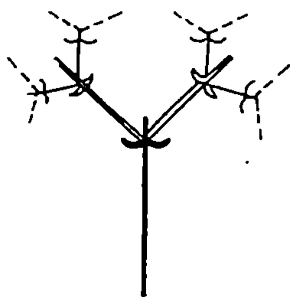
A hajtásos növények túlnyomó része elágazik, vagyis *hajtásrendszert* alkot. A hajtás elágazódásának két alaptípusa van: az alacsonyabb fejlettségű telepes növényekre általánosan, de már csak néhány harasztra jellemző a *villás*, és a magvas növényeknél általános az ún. *oldalsó elágazás*. A villás *(dihotomikus)* elágazásra jellemző, hogy a hajtáscsúcs két részre osztódva két – most már külön-külön tenyészőkúpban végződő – ágat hoz létre, amelyek a továbbiakban újból villásan ágaznak el. A két új ág lehet hasonló kialakulású, de különbözőképpen is alakulhat (141. ábra).

A magvas növényeken előforduló oldalsó elágazási típus alakulásában döntő jelentőségű a főhajtás tenyészőkúpjának a működési ideje. Amennyiben a hajtáscsúcs folyamatosan működve tovább növeszti a főhajtást (korlátlan növekedésű), – az oldalhajtások a csúcs alatt erednek, és a főhajtást nem növik túl. Ebben az esetben *az elágazás közalapos (monopodiális)*, mert minden elsőrendű oldalhajtás a főtengelyből, vagyis a közös alapból ered és a központi hajtástengelyt egyetlen tenyészőkúp működése hozza létre. Természetesen az oldalhajtások a főhajtáshoz hasonlóan tovább elágazhatnak. A közalapos elágazásnál a leghosszabb és legerőteljesebb felépítésű főtengelyből kiindulva az abból közvetlenül elágazó elsőrendű, az ebből eredő másodrendű és így tovább (az n-ed rendű oldalhajtásokig) fokozatosan rövidülnek és vékonyodnak (142. ábra). Az így létrejövő elágazást *fürtösnek (racemózus)* nevezzük. A fürtös elágazású növények sudár alakúak, mint pl. sok fa termetű növény (jegenyefenyő, lucfenyő). A fürtős elágazási típus és ennek sokféle változata nagyon gyakori a virágzatok elágazásában (bővebben lásd ott).

A levélállások ismertetésénél már kitértünk arra, hogy az oldalhajtások a támasztólevelek hónaljában erednek, tehát egy nóduszból a fajra jellemző levélállásnak megfelelő-



141. ábra.
A kapcsos korpafű villás elágazása

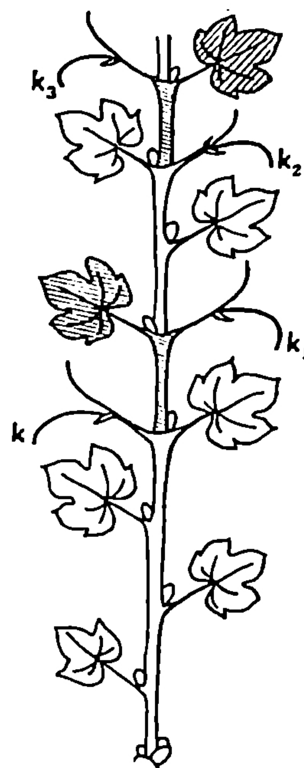

A B C

142. ábra.
Oldalsó elágazási típus vázlatosan:
A – közalapos (fürtös) elágazás;
B – áltengelyes elágazás (kettes bogas);
C – áltengelyes (egyes bogas) elágazás

en egy-két, vagy több oldalhajtás eredhet. A hajtásrendszer alakját azonban befolyásolhatja az a körülmény, hogy az oldalhajtások rügyei nem mindig alakulnak ki. Gyakori jelenség, hogy a legelőször létrejött, tehát a hajtások alsóbb nóduszain található rügyekből oldalhajtás nem fejlődik, vagy csak jóval később, a másodlagos vastagodás során (alvó rügyek), vagy olyan esetben, ha a felsőbb hajtásrészletek megsérülnek. Sérüléskor a hajtás belső, de még osztódóképes szöveteiből, tehát nem szabályos helyen és időben is alakulhatnak ún. járulékos rügyek, amelyek kihajtása során a fajra jellemző elágazási rendszer megváltozik.

Az oldalsó elágazás második alaptípusa esetében a főtengely hajtáscsúcsa korán befejezi működését (korlátolt növekedésű), s az oldalhajtások és ezek további elágazásai a fő hajtást túlnőve fejlesztik tovább a hajtásrendszert, vagyis *a hajtás áltengelyes (szimpodiális)*, így a központi hajtástengely több rügy (tenyészőcsúcs) működésével alakult ki. A szimpodiális kialakuláskor, mivel a főtengely tenyészőkúpja vagy korán elpusztul, vagy virágba megy át, – az oldalhajtások során túlnövik azt, így terebélyes, elszélesedő alakú lesz a növény. Az ilyen elágazás révén kialakult hajtásrendszert *bogas (cimózus)* típusnak hívják (142. ábra). Bogas elágazás esetén természetesen a levélállásnak megfelelően nóduszként egy vagy több oldalhajtás eredhet.

Az ún. *egyes bog (monoházium)* esetében figyelhető meg legjobban az áltengely kialakulása. Az egyes bogas elágazású növények általában nem terebélyesednek el, és ha az áltengely egyenesen nő, nagyon hasonlít a közalapos elágazású, sudár termetű növényekhez. A támasztólevelek helyzete alapján azonban az elágazás típusa könnyen tisztázható. A 142. ábrán egy ilyen közalapos elágazást utánzó áltengelyes hajtást mutatunk be. A főtengely korán befejezi növekedését; a hajtáscsúcs alatt, közel eredő támasztólevél hónaljából kialakuló első oldalhajtás a főtengely csúcsi részét oldalra nyomja, míg maga egyenesen felfelé nő tovább. Ennek következtében az oldalra nyomott főtengely oldalhajtásszerű, míg az elsőrendű elágazás tengelye (viszonylagos főtengely) a főtengelyt utánozza. Ha viszont a támasztólevél helyzetét vesszük figyelembe, kitűnik, hogy az ennek hónaljából eredő oldalhajtás adja az áltengelyt. Egy ideig tartó növekedés után az elsőrendű oldalhajtás befejezi növekedését, és a közben kialakuló másodrendű oldalhajtást oldalra nyomja, míg maga egyenesen nő tovább. Ez a folyamat a 3., 4., n-edik rendű oldalhajtás kialakulásakor ismétlődik s így létrejön az áltengely. Jellegzetes egyes-bogas kialakulású a szőlő hajtásrendszere is, amelynek főtengelye, ill. a viszonylagos főtengelyei (virágzati ágai) kaccsá módosulnak, és így oldaltengely növeszti tovább a központi tengelyrészt (143. ábra).



143. ábra. A szőlő áltengelyes (egyes bogas) elágazási rendszere: k – kaccsá módosult főtengely, k_1, k_2, k_3 – kaccsá módosult 1. 2. 3. rendű oldalhajtások

A *kettes-bogas* elágazás *(diházium)* esetében a főtengely korán befejezi növekedését, és csúcsa alatt két oldalhajtás ered, amelyek rendszerint megközelítőleg egyforma felépítésűek, végeredményben a villás elágazásra emlékeztetnek. A kettes-bogas elágazásnál azonban a főtengely csúcsrügye elpusztul, vagy virágot hoz létre, tehát az oldalágak mindig oldalhajtás-rügyekből fejlődnek ki. Az elsőrendű oldalágak – a főtengelyhez hasonlóan – korán befejezik növekedésüket, és a hajtás továbbfejlesztését a 2., 3., n-edik rendű oldalágak veszik át. Ez az elágazási rendszer szétterülő, terebélyes hajtásrendszert eredményez.

A többes bog esetében a főtengely szerepét növekedésének befejezése után nóduszonként kettőnél több oldalág veszi át. A bogas elágazási rendszer különböző típusai szintén gyakoriak a virágzatokon is.

A HAJTÁSRENDSZER MÁSODLAGOS VASTAGODÁSA

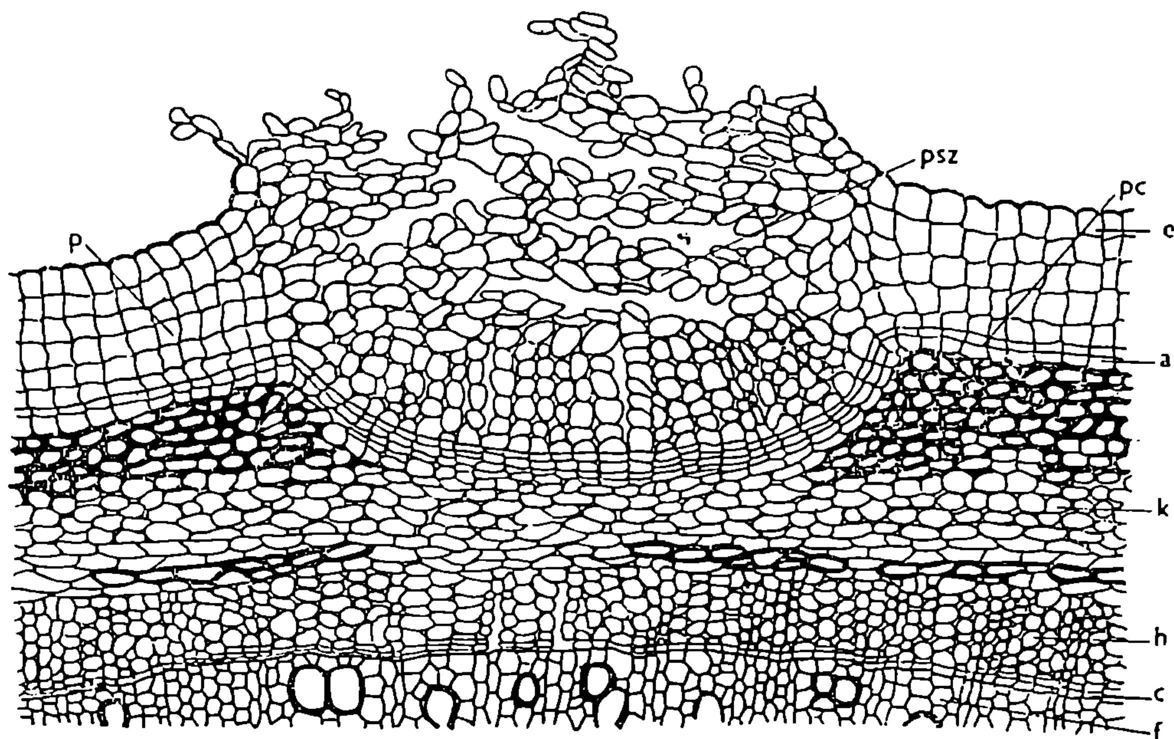
A ma élő harasztok és a legtöbb egyszikű növény az elsődleges vastagodás (erősödési növekedés) befejeződésével eléri végleges alakját. A nyitvatermőkben és a legtöbb kétszikű növényben azonban az elsődleges vastagodás befejezése után ún. másodlagos vastagodás indul meg, a tenyészőcsúcstól távol fekvő másodlagos vastagodási zónában (132. ábra).

A másodlagos vastagodás különösen a hosszú életű, fa termetű növényekben nagyfokú. A vastagodást összefüggő osztódó szövetből álló ún. kambiumgyűrű végzi, olyan módon, hogy két irányban *(dipleurikusan)*, vagyis kifelé és befelé is új szövetelemeket fűz

le. A hajtástengely fokozódó vastagodásával járó kerületi növekedést azonban az elsődleges bőrszövet a legtöbb fajon csak rövid ideig képes a sejtek nyúlásával követni. Ritkán előfordul (pl. az almafán), hogy az epidermisz a felületre merőleges sejtfalakkal osztódva, új sejteket hoz létre, s így felületi növekedéssel követi a szár vastagodását. A legtöbb esetben azonban az epidermisz a belső feszítőerő hatására lerepedezik, és másodlagos bőrszövet, ún. *periderma* lép a helyére. Az epidermisz lerepedése előtt általában az elsődleges kéreg már állandósult, de még plazmát tartalmazó külső sejtsora visszanyeri osztódóképességét és összefüggő osztódó gyűrűt, ún. *parakambiumot* hoz létre. Ez az osztódó szövet ún. másodlagos merisztéma, mivel egyszer már állandósult sejtek osztodóképességének visszanyerésével jött létre. A parakambium a legtöbb esetben két irányban működik. Kifelé szorosan záródó, radiális sorokban rendeződött, parásodott sejtfalu, kifejlett állapotban holt sejtekből álló ún. paraszövetet fűz le, míg befelé lazább állományú élő sejtekből álló alapszöveteket. *Ezt a három szövettájat nevezzük összefoglaló néven másodlagos bőrszövetrendszernek vagy peridermának.* Előfordulhat, hogy a parakambium csak egy irányban működik, – ilyenkor mindig paraszövetet hoz létre. A hajtástengely további vastagodása során az először létrejött másodlagos bőrszövet teljes egészében elparásodik és elhal, többnyire le is esik, – ilyenkor a kéreg belsőbb szöveteiből új parakambium és ennek működése során új periderma jön létre. Ez a folyamat a vastagodás során állandóan ismétlődik, vagyis az új parakambium egyre beljebb alakul ki a szárban, így végül eléri a központi hengert, ezután pedig a háncsot. Amikor a parakambium már az élő háncselemekből alakul ki, tehát a lefűződő bőrszövetben már háncselemek is kimutathatók, *harmadlagos bőrszövetről, héjkéregről (ritidoma)* beszélünk (l. még a fatörzset). A héjkéregben különféle növényi anyagcsere-melléktermékek halmozódhatnak fel (egyes fajokban fontos gyógyhatású anyagok, amilyen a kínakéreg; vagy fűszeranyagok, pl. a fahéj). A héjkéreg belülről évről évre gyarapszik külső részei viszont gyakran jellemző módon válnak le, pl. darabosan, szalagosan, rétegesen. A másodlagos bőrszövet paraszövetének szélessége a legtöbb növényben jelentéktelen, csak olyan esetben ér el nagyobb mennyiséget, ahol a parakambium nagyon intenzíven működik, mint pl. a mediterrán területeken élő paratölgyben, amelynek lefejtett paraszövete parafa néven kerül a kereskedelembe.

A teljesen összefüggő periderma a hajtás belsőbb szöveteit – parásodott szövetei következtében, amelyek sem a levegőt, sem a vizet nem engedik át – a gázcserétől teljesen elzárnák. A gázcsere lehetőségét biztosítják a másodlagos bőrszövetben létrejövő paraszemölcsök *(lenticellák)*. A paraszemölcsök vagy még a periderma kialakulása előtt, vagy aközben jönnek létre, mindig a sztómák irányában, de a sztómáknál lényegesen kisebb számban. A légrést határoló parenchima-sejtek visszanyerik osztódóképességüket, s ún. *töltősejtek*et hoznak létre, amelyek parenchimatikusak, általában vékony sejtfalúak, köztük sok sejtközötti járat *(intercelluláris)* képződik. E járatok mélyebben fekvő szövetek közötti járatokkal összeköttetésben vannak és így az átszellőztetést biztosítják. Más típusú paraszemölcsök töltősejtjei között időnként szorosan záródó, elparásodó sejtfalú sejtekből álló zárórétegek jönnek létre, amelyek időnként felszakadnak (144. ábra).

A hajtástengely másodlagos vastagodására visszatérve, a vastagodást létrehozó kambiumgyűrű kialakulása az elsődleges szállítószövet-rendszer kialakulásától függ. Amennyiben a fiatal hajtás szállítószövet-rendszere összefüggő volt, vagyis az összefüggő hengerpalástszerűen kialakult prokambium, ill. kambiumgyűrű kifelé összefüggő háncsrészt, befelé összefüggő farészt hozott létre, úgy a másodlagos vastagodást folyamatosan a már meglevő kambiumgyűrű hozza létre. A másodlagos szállítószövet-rendszer így az elsődleges szállítószövet-rendszerhez hasonlóan összefüggő lesz, és folyamatosan kapcsolódik a már meglevő összefüggő szállítószövet-rendszerhez. A kambium a háncs- és faelemek között, amint az elsődleges szállítószövet-rendszernél is, a másodlagos vastagodás során keskeny bélsugarakat is lefűz, amelyek a szövetek közti radiális irányú kapcsolatot biztosítják.



144. ábra. A fekete bodza egyéves ágának keresztmetszet-részlete (psz) paraszemölccsel: pc – parakambium; p – periderma; e – epidermisz; a – alapszövet; k – I. kéreg; h – háncsrész; c – kambium; f – farész

Ha az elsődleges szállítószövet-rendszer nyalábos felépítésű volt, akkor a vastagodásra képes szár összetett nyalábjaiban a háncs- és farész között mindig kambium (nyalábkambium) található. Ez a kambium elsődleges merisztéma értékű, mert közvetlenül a prokambiumból jött létre, és állandósult állapotban még nem volt. A nyalábokat ún. széles parenchimatikus elsődleges bélsugarak választják el egymástól. A nyalábkambium irányában elhelyezkedő bélsugár-sejtek a másodlagos vastagodás kezdetén visszanyerik osztódóképességüket, tehát másodlagos merisztéma értékű *nyalábok közötti kambiumot* hoznak létre. Végeredményben a nyalábkambiumok a nyalábok közötti kambiumokkal kiegészülve összefüggő kambiumgyűrűt alkotnak. Ez a kambiumgyűrű sok fásodó szárú növényben (145. ábra) egységesen működik, vagyis kifelé másodlagos háncselemeket, befelé másodlagos faelemeket hoz létre, a szállítóelemek között pedig keskeny másodlagos bélsugarakat. A másodlagos szállítószövet-rendszer tehát ebben az esetben is összefüggő lesz, de az elsődleges háncs, ill. az elsődleges fa – mint háncskorona és bélkorona – az összefüggő szállítószövet-rendszerből kinyúlik (48. kép).

Rövidebb életű, vastagodó szárú növényekben, mint pl. a napraforgóban a másodlagos vastagodás kezdetén a kollaterális nyílt nyalábokat elválasztó széles, elsődleges bélsugarakban kis, ún. *köztes vagy másodlagos nyalábok* alakulnak ki, és csak ezután jön létre a nyalábkambiumokat összefüggő gyűrűvé kiegészítő nyalábok közötti kambium (145. ábra). A további vastagodás során a nyalábkambiumok másodlagos szállítóelemeket fűznek le, míg a nyalábok közötti kambiumok az elsődleges bélsugarakat hosszabbítják meg.

Jellegzetes vastagodásuk van az ún. lián természetű növényeknek, amelyek vastagodó-fásodó szárukkal csavarodnak rá más, fa termetű növényekre. A vastagodás megindulásakor a kollaterális nyílt nyalábokat elválasztó bélsugarakban kialakul a nyalábok közötti kambium, ez azonban egész működése során csak bélsugár-sejteket hoz létre, míg a másodlagos szállító elemek csak a nyalábkambiumokból jönnek létre.

Az egyszikű növények másodlagos vastagodása – mint már említettük – nagyon ritka,

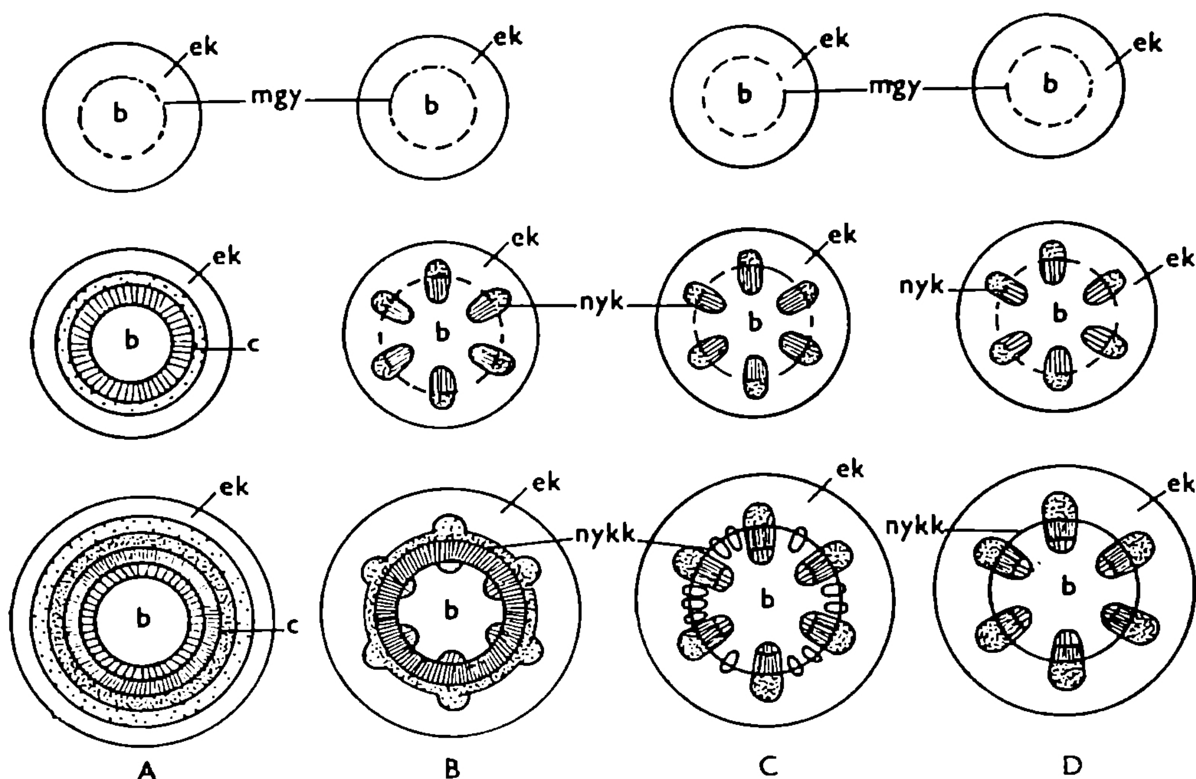
és csak néhány fajra jellemző. A legtöbb egyszikű növény szára a merisztéma-köpennyel (134. ábra) végbemenő elsődleges vastagodás során eléri teljes szélességét, és a tenyészőkúptól bizonyos távolságra a merisztéma-köpenyt felépítő sejtek is állandósulnak. Egyszikűek másodlagos vastagodása esetén (pl. sárkányfa) az állandósult kéreg és központi henger között visszamaradó merisztéma-köpeny tartósan megtartja osztódó képességét és másodlagos vastagodást hoz létre. A másodlagos vastagodás során a merisztéma-köpeny kambium sejtjei főleg befelé fűznek le elemeket, amelyekből azonban soha sem alakul összefüggő szállítószövet-rendszer, hanem kollaterális zárt, vagy koncentrikus szerkezetű szállítónyalábok és alapszövetű parenchima (145. ábra). A merisztéma-köpeny helyzetéből adódóan ezek a másodlagos szövetek mindig a szórtan elhelyezkedő elsődleges nyalábokon kívül jönnek létre. A merisztéma-köpeny kifelé a kéreg szöveteihez csatlakozó alapszöveti sejteket fűz le.

A FATÖRZS

A több éves, ún. fásodó szárú növények évről évre újabb leveleket és oldalhajtásokat hoznak létre, tehát évről évre nő az asszimilációs és párologtató felület, vagyis a szárnak állandóan növekvő mennyiségben kell szállítania elsősorban a vizet és a kész tápanyagot is. Ezt a folyamatosan növekedő szállító munkát a szár másodlagos vastagodása során létrejövő másodlagos szállítószövet-rendszer biztosítja. Az új elemeket lefűző kambium a mi éghajlati viszonyainkhoz alkalmazkodva csak tavasztól nyár elejéig hoz létre új elemeket, míg télen nem működik. Ez a szakaszos működés a szár szövettani szerkezetében is megnyilvánul. Az egy vegetáció során létrejött szállítóelemek egy *évgyűrűt* alkotnak. Az évgyűrű-szerkezet elsősorban a fatestben (az évek során létrejött farész összessége), de ritkábban a háncstestben is megfigyelhető. Az egyes évgyűrűk szélessége a különböző fajokon eltérő, tehát fajellemző tulajdonság, de a szélességet befolyásolja a fa kora, valamint a környezeti tényezők is. Általában a fa előrehaladó korával és a kedvezőtlen környezeti tényezők következtében csökken az évgyűrűk szélessége. Az évgyűrűk száma alapján számítják ki a fák korát is. Ilyenkor azonban mindig figyelemmel kell lenni az esetleges *ál-évgyűrűk* képződésére, ami bekövetkezhet pl. nagy szárazság hatására, amikor is a kambium beszünteti működését, de ugyanazon vegetációs évben bekövetkező nagyobb esőzés hatására újból működni kezd. Ál-évgyűrűk jöhetnek létre a fa sérülése esetén is, amikor járulékos rügyek új hajtásokat hoznak létre. Előfordulhat viszont egyes fajokon (pl. a lucfenyőn), hogy a fatörzsben és az idősebb ágakban több évig szünetel a kambium működése, vagyis az új évgyűrűk létrejötte.

A fatörzset kívülről az ún. harmadlagos bőrszövet vagy héjkéreg borítja, amelyben már a kifelé tolódott, elhalt háncselemek is megtalálhatók. A héjkéreg alatt helyezkedik a másodlagos háncstest, amelynek elemei, azok elrendeződése és mennyisége, továbbá a sejtekben kiváló kristályok, más esetben a gyantajáratok, tejedények, nyálkatartó sejtek vagy járatok fajra jellemző szerkezetet mutatnak. A héjkéreg a kambiumig terjedő másodlagos háncstesttel együtt alkotja az ún. másodlagos kérget *(kortex)*, amely a legtöbb növényen könnyen lehántható a fatestről. Ezt a másodlagos kérget hívják a köznyelvben a fa kérgének. A másodlagos kéregben – a héjkéreghez hasonlóan – gyógyászatilag fontos anyagok és fűszernek használt vegyületek válhatnak ki.

A másodlagos háncstest elemei között megtalálhatjuk az elsődleges háncstestre jellemző elemeket, vagyis a nyitvatermő fákon az ősibb kialakulású rostasejteket és háncsparenchimát, a zárvatermő fákon a rostacsövet, a kísérősejtet, a háncsparenchimát és háncsrostot. Jellegzetes másodlagos háncselem a *pótló-háncsrost*, amely hosszúra nyúlt, vékony falú, plazmatartalmú sejt, és a *rekeszes háncsrost*, amely az előbbitől abban különbözik, hogy



145. ábra. A szállítószövet-rendszer másodlagos vastagodásának típusai vázlatosan (kétszikű növényekben): A – már az elsődleges kialakuláskor összefüggő szállítószövet-rendszer; B – az elsődleges kialakuláskor nyalábos, a másodlagos vastagodás során összefüggővé váló szállítószövet-rendszer; C – az elsődleges kialakuláskor nyalábos szerkezetű szár a másodlagos vastagodás során is megtartja ezt a szerkezetét; D – a másodlagos vastagodás során a lián természetű szár is megtartja nyalábos szerkezetét; mgy – merisztéma-gyűrű; c – kambiumgyűrű; nyc – nyalábkambium; nykk – nyalábkambiumok közötti kambium; b – bél; ek – elsődleges kéreg

harántfalakkal több sejtre van tagolódva. A másodlagos vastagodás során keletkező újabb háncselemek az idősebb háncselemeket kifelé tolják, miközben a folyamatos vastagodás során bekövetkező feszítő nyomás hatására a rostacsövek és kísérősejtek rendszerint egy tenyészeti év után elpusztulnak és összenyomódnak. A háncsban futó bélsugarak a vastagodást ún. *dilatációval* követik, amelynek során tölcsérszerűen kiszélesednek. Dilatációkor a bélsugár-sejtek érintő irányban *(tangenciálisan)* megnyúlnak, majd a felületre merőleges falakkal osztódnak (145. ábra).

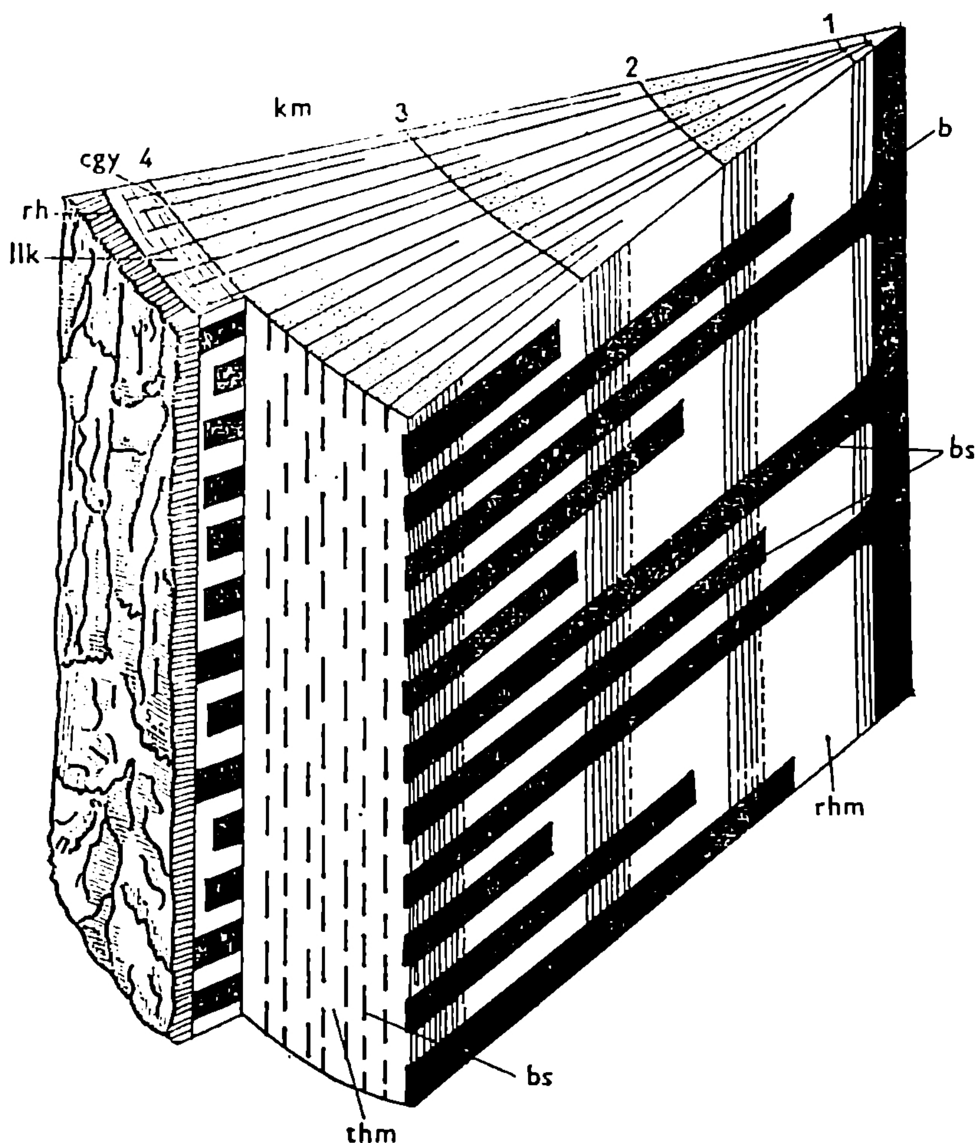
A háncselemek elrendeződése a másodlagos háncsrészben nagyon változó képet mutat az egyes növényfajokban. Előfordul, hogy a háncsot felépítő, vékony falú elemek, ill. a vastag falú rostok tangenciális sorokba rendeződve, rétegesen jönnek létre (145. ábra), vagyis a kemény és lágy háncs váltakozva keletkezik (49. kép). Egy vegetáció során több kemény és lágy háncsréteg jön létre. Más fajoknak a lágy háncselemei között egyesével, vagy kisebb csoportokba tömörülve (145. ábra) helyezkednek el a háncsrostok. Néhány faj háncsrostjai egyáltalán nem differenciálódnak a kambiumsejtekből, hanem csak később a funkciójukat vesztett rostacsövek rostosodnak el (almafa).

A fa termetű növények fateste a funkcióinak megfelelően (vízszállítás, szilárdítás, tápanyag-raktározás) a fatörzs legnagyobb tömegét adja, amelyhez viszonyítva a másodlagos kéreg mennyisége elenyésző (145. ábra). A fatestet az elsődleges faelemekhez hasonló (trachea, tracheida, farost, faparenchima) elemeken kívül ún. *átmeneti alakok* (trachea-

szerű tracheida: egy sejtből álló, de a tracheidánál tágabb üregű, valamint tracheidaszerű trachea: több sejt harántfalának perforációja révén létrejött, de a tracheánál szűkebb üregű elemek építik fel. A másodlagos fatestben pótló-rost és rekeszes rost is létrejön (l. a másodlagos háncselemeknél). A fatest kialakulásának szövettani vizsgálatához nem elég a keresztmetszetek tanulmányozása, hanem emellett két irányú hosszmetszet megfigyelése is szükséges. Az ún. *érintő irányú (tangenciális) hosszmetszet* a bélsugarakra merőleges irányban készül. A tangenciális hosszmetszet felismerhető arról, hogy a bélsugarak orsó alakúak, mivel a sejtsoraikat felépítő sejtek a bélsugár középvonalában a legnagyobbak. Tangenciális hosszmetszeten tanulmányozható a bélsugarak keresztmetszete, vagyis szélességének és magasságának a mértéke, valamint a szállítóelemek tangenciális fala és radiális falainak átmetszete. A sugár irányú radiális hosszmetszet a bélsugarak irányában készül. Radiális hosszmetszeten a bélsugarak magassága, valamint a szállítóelemek radiális fala és tangenciális falainak átmetszete tanulmányozható. A hosszmetszetekkel szemben a *keresztmetszetek*, a radiálisan futó bélsugarakat kivéve, minden elem keresztmetszetét mutatják.

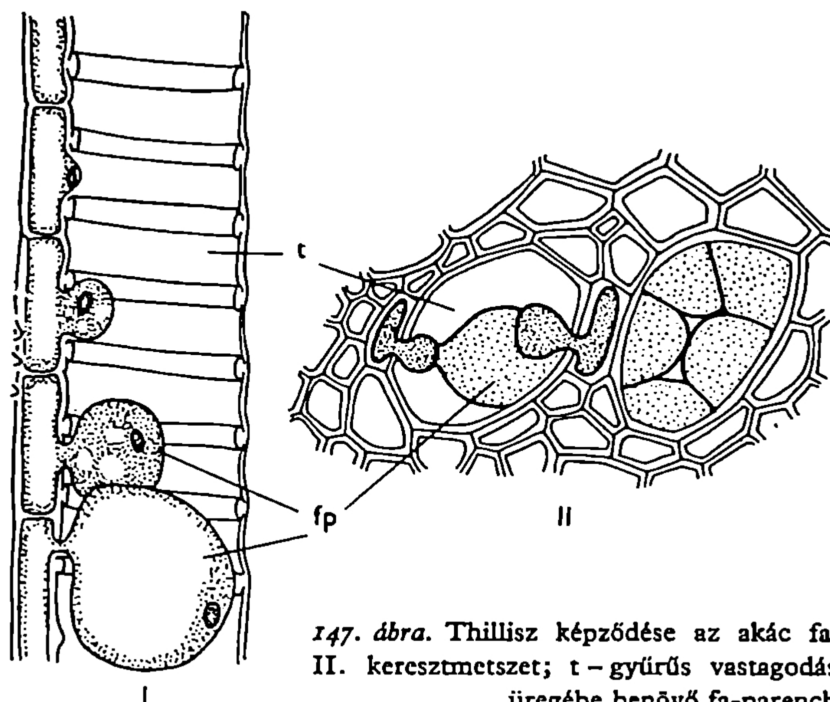
A fatest részletes vizsgálata ún. *évgyűrű-analízis*sel történik, ami egy vegetáció során keletkezett faelemeket, ill. bélsugarakat és ezek elrendeződését mutatja be. A vegetáció megindulásakor, vagyis tavasszal az évgyűrű ún. korai pásztájában a vízszállító munka dominál, – ilyenkor főleg tág üregű vízszállító elemek differenciálódnak. A vegetáció előrehaladtával azután – a késői pásztában – a fatest szilárdítását végző elemek lépnek túlsúlyba, tehát szűk üregű, vastag falú elemek differenciálódnak elsősorban. Az egymást követő évgyűrűkben a késői és a következő évi korai pászta között – az elemek különbözősége miatt – éles az ún. *évgyűrűhatár*. A különböző funkciókat a törzsfejlődés legmagasabb fokán álló zárvatermők különbözőképpen differenciálódott faelemei végzik, ezért ezek fa-testének felépítése a legbonyolultabb. A kezdetlegesebb szerveződésű nyitvatermők és ezen belül a toboztermő fák fateste viszont kizárólag vízszállító sejtekből, tracheidákból, és ezeket keresztező egy-sejtsor szélességű bélsugarakból, gyantajáratokból áll (50. kép). Az erdeifenyő fatestének keresztmetszetét tanulmányozva, megfigyelhetjük (146. ábra) szabályos radiális sorokba rendeződött tracheidáit, amelyek a korai pásztában vékonyabb falúak és nagy üregűek, tehát elsősorban vizet szállítanak, míg a késői pászta irányában haladva az elemek fokozatosan kisebb lumenűek és vastagabb falúak. A tracheidák radiális falán vermes-gödörkés vastagodások figyelhetők meg, amelyek a sejtek közötti közlekedést könnyítik meg. A fenyő fatestéből készült radiális hosszmetszeteken (51. kép) láthatjuk a hosszú tracheidákat, amelyek radiális falain keletkező vermes gödörkéit most felülnézetből figyelhetjük meg. A tracheidák egy-egy radiális sora megközelítőleg azonos magasságban képződik. A tracheidákat keresztező bélsugarak általában alacsonyak (2–8 sejtsor), és egyszerű gödörkés vastagodásúak. A bélsugarak legfelső és legalsó sorában azonban vermes-gödörkés vastagodások is kialakulnak. Az utóbbi bélsugár-sejtek végzik a haránt irányú vízszállítást, ezért *haránt tracheidák*nak is nevezik őket. A nyitvatermőknek ún. heterogén bélsugaraik vannak, mivel a fekvő (radiális irányban hosszabb) bélsugár-sejtek mellett ún. álló bélsugársejtek is találhatók (a hossztengely irányában megnyúlt sejtek). A fenyőkből készült tangenciális hosszmetszeteken (52. és 53. kép) látható, hogy az egymás melletti tracheidák különböző magasságban végződnek, s a sejtek átmetszett radiális falain a vermes gödörkék keresztmetszete tűnik elő. Az orsó alakú bélsugarakon szintén megfigyelhetők a vermes vastagodások, a nagyobb bélsugarakban pedig gyantajáratok is láthatók.

A kétszikű fák fatestét sokféle szállítóelem alkotja, így a nyitvatermőknél jóval bonyolultabb felépítésű. Az egyes fajok faelemeinek elrendeződése, száma, alakja és nagysága eltérő. Az évgyűrű szerkezetében nem mindig olyan éles a határ a tavaszi és az őszi pászta között, mint a nyitvatermőkben, mivel az ún. szórt likacsú fák (hárs, fűz, juhar, nyárfa stb.) tracheái nemcsak a korai, hanem a késői pásztában is előfordulnak (54. kép), de ki-



146. ábra. Négyéves fenyőágból kimetszett hasáb vázlatos képe: km – keresztmetszeti sík; thm – tangenciális hosszmetszet síkja; rhm – radiális hosszmetszet síkja; 1, 2, 3, 4. az évgyűrűk határa; b – bél; bs – bélsugár; cgy – kambiumgyűrű; II. k – másodlagos kéreg; rh – rhitidóma

sebb pórusúak. A jóval kevesebb fajban előforduló ún. gyűrűs likacsú szerkezetben (tölgy, kőris, akác stb.) a korai pásztában gyűrű alakjában létrejövő tracheák olyan nagy pórusúak, hogy még szabad szemmel is láthatók, míg a késői pásztában létrejövő, kis számú trachea feltűnően kis üregű, így a két pászta közti határ éles (55. kép). A gyűrűs likacsú fákban a vízszállítás tízszer gyorsabban történik, mint a szórt likacsúakban. A tracheák létrejöhetnek az évgyűrűkben egyesével (magányos pórusok); kettesével (ikerpórusok); többesével (póruscsoportok) vagy radiális sorokban rendeződve (pórussugarak). Jellegzetes lehet a faparenchima-sejtek mennyisége és elrendeződése is az évgyűrűkben. Ősibb szerkezetre utal, ha a faparenchima-sejtek és a tracheák közt nincs élettani kapcsolat *(apotracheális típus)*. Ilyen esetben létrejöhet a faparenchima az évgyűrű határán összefüggő rétegben, vagy elszórtan *(terminális parenchima)*, más esetben a késői pásztában elszórtan keletkezik *(diffúz parenchima)*, esetleg bélsugártól bélsugárig terjedő tangenciális sorokba



147. ábra. Thillisz képződése az akác fatestében: I. hosszmetszet; II. keresztmetszet; t – gyűrűs vastagodású trachea; fp – a trachea üregébe benövő fa-parenchima sejtek

rendeződik *(metatracheális parenchima)*. Fejlettebb szerveződésre utal, ha a faparenchima a tracheák mellett és azokkal kapcsolatban jön létre *(paratracheális típus)*. Ilyen esetben előfordulhat, hogy idősebb, funkciójukat vesztett tracheákba, vagy sérülés esetén a faparenchima-sejtek benőnek a tracheába, és üregét elzárják *(thillisz képződés*, 147. ábra). Sok kétszikű fa késői pásztájára jellemző, hogy ebben majdnem kizárólag farostok jönnek létre, amelyek az ún. kemény fákban a fatest mennyiségének 50–60%-át is kitehetik, míg az ún. puha fákban farost nem, vagy nagyon kis mennyiségben képződik.

A kétszikű fák bélsugarai általában élő sejtekből állnak, és a tápanyag raktározásán kívül annak sugár irányú szállítását végzik – a háncsrészből az élő faelemek felé. A nyitvatermő fák egy sejtsor széles bélsugaraival szemben a zárvatermők bélsugarai egy és ugyanazon fatestben is lehetnek egy, két, és sok sejtsor szélesek is, és amint a hosszmetszetekből kitűnik általában nagyon sok sejtsor magasak (56—59. képek). A kétszikű fák bélsugaraiban vermes gödörkék soha nem jönnek létre, tehát a nyitvatermőkre jellemző haránt tracheidák itt hiányoznak. Az ősibb felépítésű kétszikű fák bélsugarai heterogénok, míg a magasabb fejlettségűeké homogénok.

Sok fatest idősebb évgyűrűiben változások következnek be. Előfordul, hogy míg a kambiumhoz közel fekvő fiatalabb évgyűrűk világos színűek *(szijács)*, addig az idősebb évgyűrűk sötétek *(geszt)*. Iparilag az elsősorban a holt szilárdító elemekből felépülő geszt az értékesebb, amelyet a faparenchima-sejtek pusztulása során keletkező ún. *flobafén* anyagoknak, valamint cserző anyagoknak a sejtfalba rakodása színez meg. A már említett thillisz-képződés, gumi, vagy szervetlen anyagok (mész) és gyantaanyagok (nyitvatermőkben) is eltömíthetik a pórusokat, s ezáltal növelhetik a geszt szilárdságát és ellenálló képességét. Egyes trópusi fák fatestében lerakodó, élénk színű anyagok nagyon értékes, szép ipari anyagokat adnak (mahagóni, szantálfa stb.).

A HAJTÁSOS NÖVÉNYEK REPRODUKTÍV SZERVEINEK KIALAKULÁSA ÉS MŰKÖDÉSE

A növényvilágban kétféle szaporodási mód ismeretes: *vegetatív* és *generatív;* ez utóbbin belül *ivaros* és *ivartalan.*

Mivel a hajtásos (mint a többi többsejtű) növények teste nem mindig egyértelműen körülhatárolt egység, – az egyes részek könnyen önállósulhatnak, és egy terebélyes növényből több különálló növény jöhet létre. Ezt *vegetatív szaporodásnak* nevezzük *(vegetare* = tenyészni). Az egysejtű élőlények sejtosztódása és az utódsejtek szétválása, valamint a zuzmók és mohák teleprészeinek elkülönülése analóg a magasabbrendű növények vegetatív szaporodásával. A vegetatív szaporodással keletkezett *klón* a kiinduló növénynek minden tekintetben közvetlen folytatása, vele lényegében azonos, és csak a ritkán – véletlenszerűen – bekövetkező örökletes elváltozások *(mutációk)* vagy a termőhely és a felnevelés feltételei által okozott nem tartós *(modifikatív)* elváltozások különböztetik meg a klón egyes tagjait a közös kiinduló növénytől és egymástól. A növénytermesztő számára ez egyébként igen fontos. Sok növényfaj vagy egyed a természetben jelentős mértékben szinte kizárólag csak vegetatívan szaporodik – elágazó, földbeli hajtásrendszer (gyökér, törzs, tarack, gumó, hagymagumó, hagyma, gyökér- és tősarjak stb.), föld feletti indák, hónalj-, levél- és virágzati rügyek, vagy sarjhagymák révén. Ezenkívül – kevés kivétellel – minden növényt lehet mesterségesen vegetatív szaporodásra kényszeríteni. A vegetatív szaporodás vagy szaporítás alkalmával a kiinduló növényről leváló vagy leválasztott részeket *nem nevezzük reproduktív szerveknek.* Ezt a kifejezést a generatív szaporodásban részes, specializált szervek számára tartjuk fenn.

A *generatív szaporodás* legfontosabb jellemzője, hogy egysejtű egységek (szaporító sejtek) keletkeznek a többsejtű növény testében specializált, alaktanilag is elkülönülő szervezettségű testrészben, a *reproduktív* (szaporító) *szervben.* A szaporító sejt ezután akár kiszóródik, akár a reproduktív szerv védelmében fejlődik tovább, – a létrehozó szervezettől nemcsak szerveződésében, hanem gyakran öröklött tulajdonságaiban is kisebb-nagyobb mértékben különbözik.

Míg az állati szervezetek egyedfejlődése általában egyszakaszos, és az egész egyedfejlődési ciklus az ivarsejtek egyesülésétől a többsejtű állati test kifejlődésén át újabb ivarsejtek kifejlődéséig tart, addig a hajtásos – és általában a legtöbb – növény generatív szaporodásának két, határozottan elkülönülő típusa van: az *ivaros* (szexuális) és az *ivartalan* (aszexuális). Ennek megfelelően beszélünk ivaros szaporító sejtekről vagy *gamétákról,* és ivartalan szaporító sejtekről vagy *spórákról,* továbbá gamétákat létrehozó ivaros fejlődési szakaszról vagy *gametofitonról,* és spórákat létrehozó ivartalan szakaszról, vagy *sporofitonról.* A gaméta és a tipikus spóra egyaránt egysejtű. Az előbbi általában csak úgy tud továbbfejlődni, ha egy másik különnemű gamétával egyesül és létrehozza az ugyancsak egysejtű, de kettős kromoszómaszámú vagy *diploid,* az új, önálló ivartalan szakasz kiinduló sejtjét, a

zigótát, (lásd I. köt. 83. old., valamint Törő: Az élet alapjai; 1966. örökléstani és sejttani fejezeteit). A spóra – a gamétával ellentétben – közvetlenül osztódással hozza létre az ivaros fejlődési szakasz testét, bár redukciós osztódásból keletkezett, és mint a gaméta csak egyszeres kromoszóma-szerelvényt tartalmaz, azaz *haploid*. A szabályosan váltakozó ivartalan és az ivaros szaporodással létrejött szakaszok együtt alkotják a növény *egyedfejlődési ciklusát*. Az egyedfejlődés egyes szakaszainak különböző kifejlődése és redukciója az alapja a reproduktív szervek kialakulásában megnyilvánuló rendkívül nagy változatosságnak, amely fejezetünk tárgya. Az ivaros és ivartalan szaporodás ciklusát és a növények egyedfejlődési fázisait az egyedfejlődéssel foglalkozó fejezet ismerteti.

A HARASZTOK REPRODUKTÍV SZERVEI

A harasztok (a legősibb hajtásos növények) generatív szaporodásában könnyen és határozottan felismerhető a kétszakaszos egyedfejlődés. A fejlettebb ivartalan, vagyis spórákat létrehozó fejlődési szakaszuk jól ismert (pl. sokféle páfrány, zsurló, korpafű, rucaöröm stb.) A spórák a *sporangium*okban (spóratokokban) keletkeznek. A sporangiumok a páfrányok levelén kerek csoportokban vagy az erek mentén, vagy a levél szélén tömörülve ún. *szórusz*okban találhatók többesével. A zsurlók füzérekben álló, többnyire hatszögletű, pajzs alakú, nyeles sporofillumain több (5–10), a korpafüvek és csipkeharasztok pikkelyszerű leveleinek hónaljában egy-egy sporangium, a rucaöröm és más víziharasztok leveleinek tövében ún. *sporokarpium*okban, kemény burokba zárva, azon belül 1–20 szóruszba tömörülve általában több sporangium fejlődik. A páfrányok sporangiuma jellegzetesen nyeles, a zsurlóké és korpafüveké többnyire ülő, nagyon változatos kialakulású; rendszerint egy – a páfrányok esetében részben vastagodott falú, kiszóró szerkezetként működő – sejtréteg, azon belül egy tápláló szövet *(tapétum)* burkolja az *archespórium*ot, amelynek többnyire 16 vagy 32 spóraanyasejtjében megy végbe a kromoszómák számát felére csökkentő redukciós sejtmagosztódás vagy *meiózis* (lásd az I. kötet első fejezetét), és keletkezik az előbbi szám négyszeresének megfelelő számú spóra.

A *spórák* biológiai értékük szerint lehetnek teljesen egyenlők *(izospórák)*, ami azt jelenti, hogy kiszóródás után mindegyikből ugyanolyan hímnős előtelep (prothallium, gametofiton szakasz) fejlődik ki (pl. páfrányok); vagy lehetnek nem egyenlők *(anizospórák)*, vagyis a belőlük kifejlődő különnemű előtelepek csak hím-, vagy csak nőivarú gamétákat hoznak létre. Ezen belül beszélünk *homospórás típus*ról, ha a spórák méretben nem különböznek (pl. zsurlók), és *heterospórás típus*ról, ha különböző méretűek. Az utóbbi esetben a nőivarú gametofitont létrehozó *makrospórák* általában jóval nagyobbak a *mikrospórák*nál, amelyekből a hím gametofiton fejlődik (pl. csipkeharaszt, víziharasztok): ennek megfelelően *makro-* és *mikrosporangium*okat is megkülönböztethetünk a sporofiton testen. A heterospórás harasztok makrosporangiumaiban a létrejött spórák nagyrésze degenerálódik és csak egy (rucaöröm, *Marsilea)* makrospóra marad meg sporangiumonként.

A spórák általában igen aprók; néhány századmilliméter átmérőjűek; a makrospórák (pl. csipkeharaszt) azonban elérhetik a 0,3 mm átmérőt. Külső alakjuk változatos. A spórák a sporangiumokból gyakran hajítószerkezet segítségével szabadulnak ki (pl. páfrányok), és a szél útján terjednek. Vastag faluk kedvezőtlen körülmények közt is viszonylag hosszú ideig biztosítja életben maradásukat. Megfelelően nedves és világos helyen (a korpafüvek esetében gyökérlakó gombák jelenlétében) a spórák egyetlen magja osztódni

kezd: a spóra fala felreped – kihajt – és előteleppé fejlődik. A makrospórák (pl. csipkeharaszt, *Marsilea)* általában nem szóródnak ki, hanem a sporangiumban fejlődnek előteleppé.

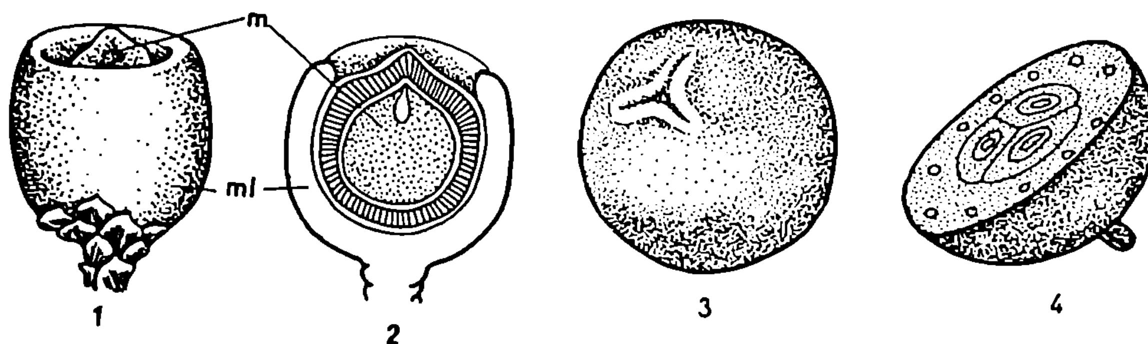
A harasztok ivaros szakasza *(gametofitonja)* vagy *előtelepe* a haploid spórából közvetlenül fejlődik ki. Az előtelep attól függően, hogy izospórás vagy anizospórás fajról van szó – hímnős vagy egynemű (ez esetben hím- vagy nőivarú). Az *izospórás* páfrányok előtelepei többnyire a nedves talajhoz simuló, szív alakú, primitív telepes májmohákra emlékeztető, lemezes zöld növények. A $^1/_2$—2 cm átmérőjű előtelepek fonákán hamarosan kifejlődnek az idősebb, részben a hím gamétákat (ivaros szaporító sejteket) termelő *antheridium*ok, a fiatalabb teleprészek fonákán pedig a nőivarú gamétákat tartalmazó *archegónium*ok. A korpafüvek előtelepe kb. 1 cm hosszú, répa alakú, zöld színanyagot (klorofillt) nem tartalmaz, és gombákkal él szimbiózisban. A *homospórás* zsurlók előtelepei elágazó, szintén primitív teleptestek, de egyneműek, vagy csak antheridiumok, vagy csak archegóniumok fejlődnek rajtuk. A *heterospórás* csipkeharaszt makrospórájának egyetlen magja – szintén a spóra falán belül osztódva – primitív női előtelepet *(makrogametofitont)* fejleszt, amelynek a szabadon levő, a felrepedt spórából kissé kiemelkedő felületén alakulnak ki az archegóniumok. A hím ivarú előtelep a mikrospórában természetesen jóval kisebb.

Az *antheridium* többnyire egyszerű, az ivaros test felületén kidomborodó, néhány sejtű szerv, amelynek egy-sejtrétegű burkán belül a csillangókkal mozgó hím gaméták egyszerű számtartó *(mitotikus)* sejtosztódással keletkeznek. A heterospórás harasztok mikrogametofitonja rendszerint annyira egyszerűsödött, hogy a mikrospóra falán belül többnyire egy sejt képviseli a gametofiton vegetatív testét, a többi sejt az antheridium sejtjei és a hím gaméták. Ez utóbbiak a spórafal felrepedésekor szabadulnak ki. Az *archegónium* inkább az előtelep testébe besüllyedt, a felületen többnyire rövid kürtőben végződő tömlő alakú szerv. Benne egyetlen, haploid értékű női gaméta, más néven petesejt keletkezik (ún. makro- vagy megagaméta). A *hím és női gaméták* között a harasztok – akárcsak a magasabbrendű teleptestű növények – esetében, határozott különbség van. A petesejt helyhezkötött, magányos, viszonylag nagy sejt, míg a hím gaméta többesével keletkezik, és csillangókkal önálló mozgásra képes.

Az ivartalan szakasz vagy sporofiton – ellentétben a gametofitonnal – már élete kezdetén bonyolult szöveti szerkezetű, hajtás- és gyökérrendszerre tagolt (kivéve a gyökereket nem fejlesztő rucaörömféléket), jellegzetes hajtásos növényi test: páfrány, zsurló, korpafű; amint erre már a fejezet elején utaltunk.

A NYITVATERMŐK SZAPORÍTÓ SZERVEI

Az ősibb típusú magvas növények, a nyitvatermők virágai (148. ábra) többnyire egyszerűbb megjelenésűek és egyivarúak. A *hím virágok mikrosporofillumai* – azaz *porzói* – inkább megőrizték a harasztok sporofillumaihoz vagy sporofillum-füzéreihez (strobiluszaihoz) való hasonlóságukat, és többnyire tobozviráguk van (strobilus = toboz) (*Cycas*, *Ginkgo*, tiszafa, fenyők). A virágpor-zsákok vagy mikrosporangiumok száma egy porzólevélen igen sok (pl. *Cycas*), a fenyőkön mindig kettő, más családokban kettő és hét között van. A virágporszem *(pollenszem)* fejlődése a mikrospórából indul ki, majd a primitívebb nyitvatermők esetében egy- vagy többsejtes előtelep *(Cycadales, Ginkgoales)*, és egy antheridiális sejt keletkezik, amely utóbbi pollentömlő-sejtre és generatív sejtre osztódik.



148. ábra. Nyitvatermők áltermései: 1. *Taxus baccata* (tiszafa) érett álbogyója; m – mag; ml – maglepel; 2. ugyanaz hosszmetszetben; 3. *Juniperus communis* (boróka) tobozbogyója; 4. ugyanaz keresztmetszetben, három maggal

A generatív sejtből keletkezik a két hím gaméta, amely még csillangók segítségével mozog. A fenyő- és ciprusfélék családjában a virágporszemben az előtelep egy-két sejtes, vagy hiányzik; a hím gamétáknak már nincsenek csillangói, és az archegóniumig lenövő pollentömlő plazmaáramával jutnak el a petesejthez.

A *nővirágok*ban a *makrosporofillumok vagy termőlevelek* redukáltak, egyesével (tiszafa), vagy kisebb csoportban (Ginkgo) fejlődnek, vagy füzérekben meddő pikkelyekkel váltakozva (tobozosok vagy fenyők) csoportosulnak. A magkezdemények (makrosporangiumok) száma termőlevelenként 6—8 (egyes szágópálma-féléken), de a tiszafán csak 1, többnyire azonban 2. Ezek szabadon a termőlevél felületén, vagy kissé besüllyedve helyezkednek el (l. később, az egyedfejlődésről szóló fejezet 205. ábráját). A szél által odasodort virágporszemek tömlőjéből kiszabaduló hím gaméták közvetlenül behatolhatnak a magkezdemény belsejébe, a makrospóra osztódása által kifejlődő jellegzetes, még felismerhető sejtes szerkezetű *makrogametofiton* egy vagy több archegóniumába.

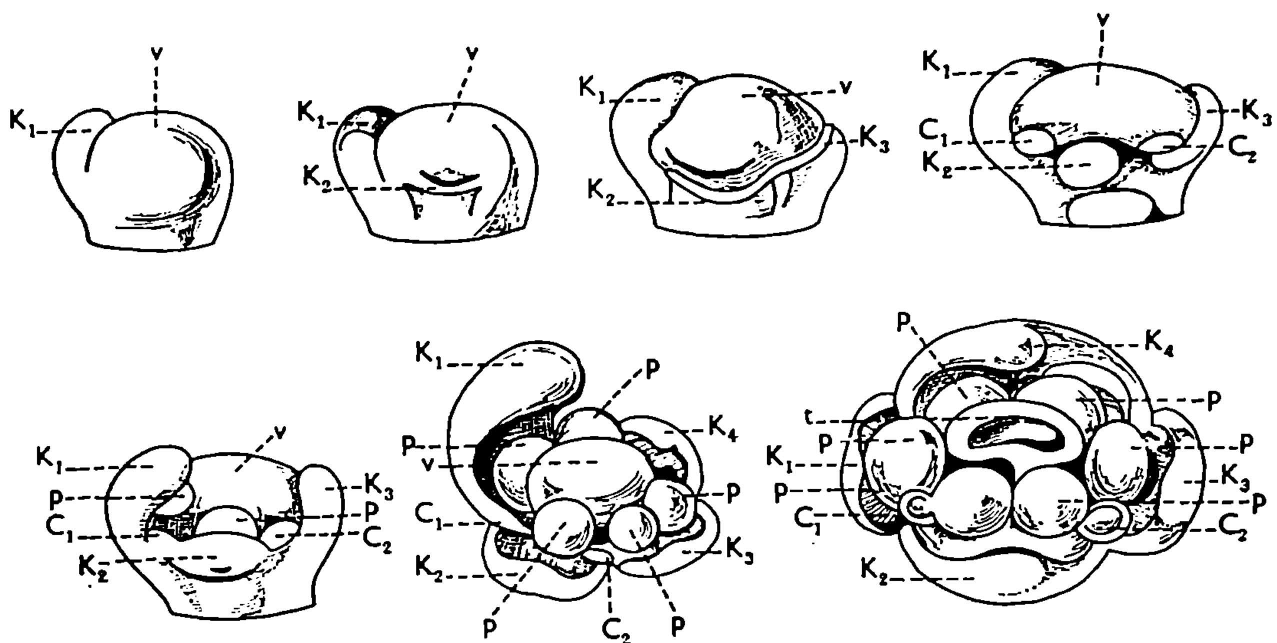
A termékenyülés után a magkezdeményből kifejlődő magot pl. a fenyők esetében a szorosan összesimuló vagy megnövekedő pikkelyek ugyan átmenetileg elszigetelik a külvilágtól (fenyőtoboz, vagy a boróka húsos toboza: a „borókabogyó"), de a magkezdemény és a mag lényegében szabadon, és nem zárt szerv belsejében jön létre. A tiszafa és a *Ginkgo* húsos burkú magvait, a fenyőtobozt és a boróka húsos tobozát *nem nevezzük terméseknek* (148. ábra). Növényalaktani értelemben termésük csak a zárvatermőknek van.

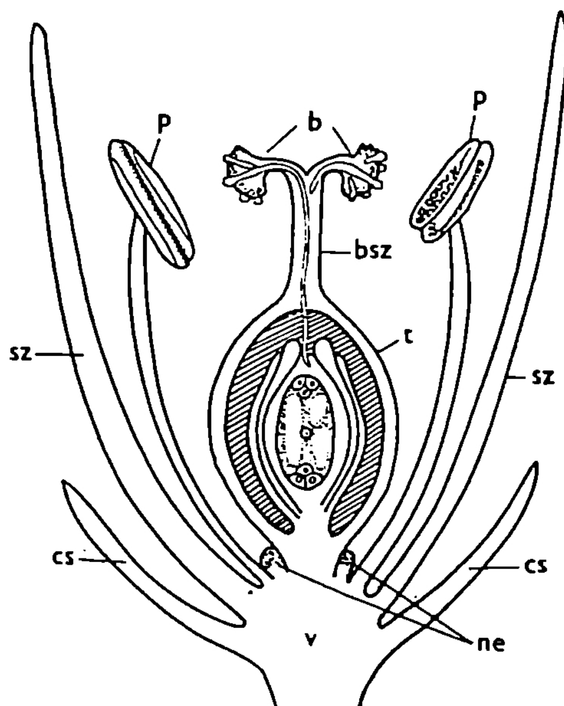
A ZÁRVATERMŐ NÖVÉNYEK VIRÁGÁNAK FELÉPÍTÉSE

A zárvatermő növények reproduktív szervének, a virágnak az alaktana a vegetatív szerveknél is változatosabb, és az egyes rokonsági egységekre jellemző.

A *virág tengelye* két részre tagolódik: *kocsány*ra és *vacok*ra. A *kocsány* a növény vegetatív hajtástengelyéhez vagy a virágzat viszonylagos főtengelyéhez csatlakozik — annak folytatása vagy elágazása.

*Tőkocsány*ról, beszélünk, ha a növény vegetatív hajtásrendszere rövid szártagú (pl. tőrózsa), vagy a földben van, és belőle közvetlenül ered a virág hosszabb tengelye (ibolya, nárcisz, hóvirág). Kivételesen a virágzati tengelyt is nevezhetjük tőkocsánynak (pitypang, jácint, gyöngyvirág).





149. ábra. Fent – a virág fejlődése (*Payer* nyomán): v – a hajtás tenyészőcsúcsa; $K_1 - K_4$ – a csészelevelek kezdeményei; C_1 és C_2 – a pártalevelek kezdeményei; P – a porzólevelek kezdeményei; t – a termőlevelek kezdeményei; lent – a virág hosszmetszete, vázlatosan: a bibére került virágpor – tömlőt hajtva – a mikropilén át behatol a nucellusba, és az embriózsákban megtörténik a megtermékenyítés; v – vacok; cs – csészelevelek; sz – sziromlevelek; ne – nektárium; p – portok bsz – bibeszál; b – bibe; t – termő

A *vacok* a kocsány többnyire rövid szártagú folytatása, rajta mint hajtástengelyen képződnek a virágok. A levélállás a primitívebb virágokban szórt (*spirális*, pl. liliomfa), többnyire azonban örvös (*ciklikus*). Az örvös és szórt levélállás egy virágon belül is megtalálható (boglárka- és rózsafélék). Az örvökben a levelek száma a kétszikű növények esetében leggyakrabban 5, ami a 2/5-ös szórt levélállásból vezethető le, míg az egyszikűek virágaiban az örvök többnyire 3 tagúak – az 1/3-os levélállásnak megfelelően. Az örvök 5-ös vagy 3-as tagszámától való eltérések lehetnek növénycsaládra jellemzőek, ritka vagy szelekcióval stabilizált rendellenességek.

A virágleveleknek két fő csoportját különböztetjük meg. A vacok alsó csomóin erednek

a *virágtakaró-levelek*. A felső csomókon következnek a harasztok mikro- és makrosporofillumainak megfelelő *porzó-* és *termőlevelek* (karpellumok), amelyeket *ivarleveleknek* is szoktak nevezni. Ez nem egészen találó elnevezés, mert a virág elsődlegesen az ivartalan szakasznak, a sporofitonnak a reproduktív szerve! (149. ábra, lent.)

A virágtakaró a kétszikű növények többségén csészére és pártára, azaz *csésze-* és *sziromlevelekre* tagolható, míg az egyszikű növényeken és a kétszikűek jelentős részén *egynemű* ún. *lepellevelekből* áll. A *csésze* rendszerint zöld színű ; szerepe a virágbimbó védelme; a *párta* többnyire színes és feltűnő. A csészére és pártára tagolt virágtakaró legősibb formájában (liliomfa, tündérrózsa, és egyes boglárkafélék virágában) az átmenet nem éles, a sziromlevelek spirálisan erednek, számuk nem határozott. Fejlettebb formában a csésze és párta örvös (pl. szamóca, libapimpó), míg a porzók és a termők még szórt állásúak.

Az egynemű virágtakaró vagy *lepel* lehet zöld (csészeszerű, pl. hím kender), vagy színes (pártához hasonló, pl. tulipán). Az egyszikűek virágtakarója általában két váltakozó *(alternált)* örvre tagolódik. A külső és belső kör néha eltérő alakú (pl. hóvirág, nőszirom, kosbor), 150. ábra; máskor alig különül el (pl. nárcisz, gyöngyvirág, kikerics).

A virágtakaró levelei között igen gyakoriak az *összenövések*. Régebbi növényrendszerek a kétszikűeket szabadszirmú és forrtszirmú kategóriákban tárgyalták. Mai felfogás szerint az összenövések több rendszertani kategóriában (*ágazatban*, l. II. kötet) párhuzamosan alakultak ki. Az összenőtt virágtakaró esetében *csészecsőről*, *pártacsőről* és *lepelcsőről* beszélünk. A csővé összeforrt levelek csúcsi részén többnyire szabadon maradó *cimpák* alapján következtethetünk az örv tagszámára. A párta,- esetleg a csészecső vagy a különálló sziromlevelek némelyikének kiöblösödéseit, *sarkantyú* nyúlványait sok növénycsaládban megtaláljuk *(boglárkafélék:* szarkaláb, harangláb, katicavirág; *bodzafélék:* lonc; *tátogatók:* gyujtoványfű, oroszlánszáj; *füstikefélék:* keltike; *ibolyafélék*, *kosborfélék;* l. 150. ábra.

Ismerünk *csupasz virágokat* is, amelyeknek a virágtakarója redukálódott. A magas kőris és a kőrislevelű juhar virágai csupaszok. A lepel teljes redukciója jellemzi a kontyvirágfélék és sásfélék virágait, míg a pázsitfűfélék nagy részének lepelkörét többnyire csak két pikkelyszerű kidudorodás képviseli.

A virágtakaró különböző mértékű redukciója jellemzi a bonyolult virágzatokat fejlesztő



150. ábra. **Balról: a kikerics virága hosszában felhasítva; jobbról: kosbor virága oldalnézetben**

növénycsaládokat: a barkavirágzatú fűzfa-, nyírfa-, diófa, bükkfaféléket (149. ábra), valamint a fészkeseket, a kutyatejféléket, a pázsitfűféléket és a kontyvirágféléket. A virágtakaró védő és csalogató szerepét gyakran a virágzatok egyes virágai, a virágok murvái vagy a virágzatok fellevelei veszik át. Az idevágó példákat a virágzatokkal kapcsolatban ismertetjük.

Mivel a virág lényegében módosult hajtás, ezért – a vegetatív szervekhez hasonlóan – tenyészőkúpból alakul ki. A virágkocsány szöveti szerkezete általában megegyezik a száréval. A vacokban a nyalábok – a virágrészek ellátása érdekében – már több ágra oszlanak. Szövettanilag a virág részei: a csésze- és sziromlevelek, valamint a porzó- és termőtáj – lomblevelekre vezethetők vissza.

A *csészelevelek* szöveti felépítése messzemenően hasonlít a lomblevelekéhez. Epidermiszükön gyakran szőrök és sztómák vannak. Mezofillumuk rendszerint parenchimatikus – oszlopos és szivacsos – sejtekből épül fel, amelyek sok zöld színtestecskét tartalmaznak. Nyalábfelépítésük is kollaterális – a lomblevelekéhez hasonlóan.

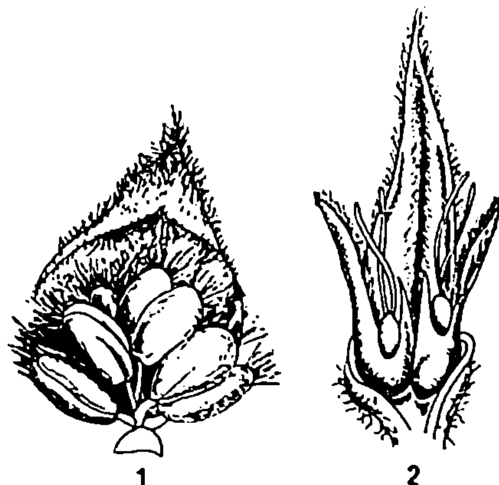
A *sziromlevelek* felépítése jobban eltér a lomblevelekétől. Szállító szövet-rendszerük kevésbé fejlett; sztóma rendszerint nincs rajtuk. Szöveti felépítésük is közvetve fő funkciójukat, a rovarcsalogatást szolgálja. Epidermiszüket szintén kutikula borítja. Az epidermisz-sejtek igen változatos – szabálytalan, kanyargós, csillag – alakúak, amivel a sziromlevél szilárdságát biztosítják (152. ábra). Az epidermisz-sejtek gyakran – szőrképlethez hasonlóan kidudorodva – papillákká alakulnak, s ez okozza a virágszirom bársonyos fényét és tapintását.

A szirom mezofilluma szivacsos parenchima, nagy sejtközötti járatokkal; zöld színtesteket ritkán, sárga színtesteket vagy más színes sejtnedvet annál gyakrabban találunk benne (153. ábra). Illóolaj-tartók és kristályok is előfordulhatnak a sziromlevelek mezofillumában.

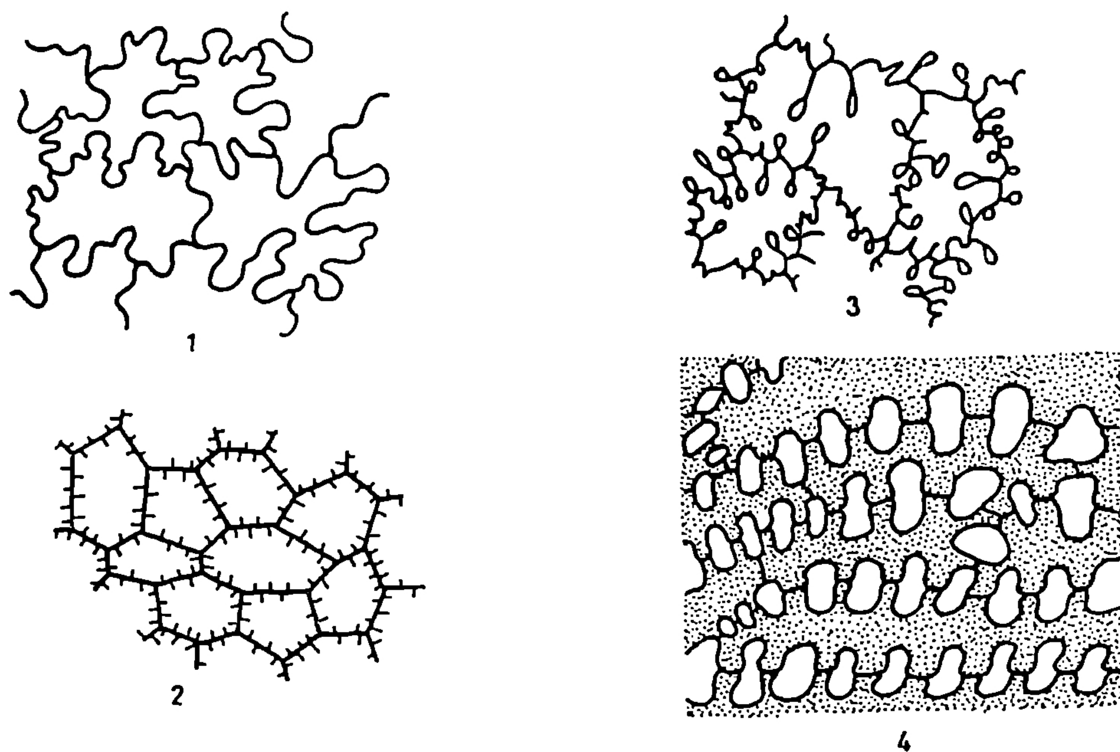
A *porzók* – mint már említettük – módosult levelek vagy mikrosporofillumok, 4—4 sporangiummal. A sporangiumok, a *virágpor-zsákok* kettesével egy-egy *portokfélben* csoportosulnak. A két portokfél az őket összekapcsoló konnektívummal (vagy csatlóval) együtt egy *portok*, a porzó lényeges része, amely a csatló folytatásában különböző hosszúságú porzószállal csatlakozik a vacokhoz vagy (átmenetileg) a virágtakaróhoz (154. ábra).

A portok keresztmetszetén a növények többségében két-két virágpor-zsákot láthatunk a csatló szállítószöveti nyalábjának két oldalán, a két portokfélben. A virágpor-zsákokat fiatalabb korban a spóra-anyasejtek szövete, az archespórium tölti ki, és itt történik a kromoszómák számát felére csökkentő és anyasejtenként négy mikrospórát eredményező sejtosztódás, a *mikrosporogenezis*. A mikrospóra-anyasejtek osztódása a portokok korának megfelelő sorrendben, portokon belül összehangolva, szinte egyszerre történik, s az ehhez szükséges nagy mennyiségű tápanyagot és energiát az archespórium a virágpor-zsákot burkoló egyrétegű szövetből, a *tapétum*ból meríti.

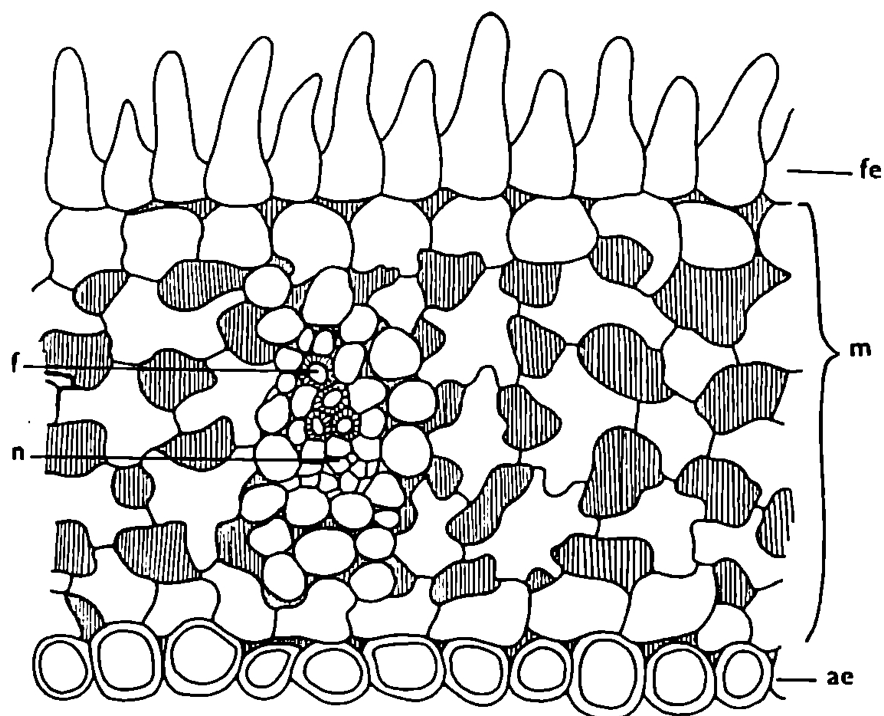
A portokfal a két-két virágpor-zsákot elválasztó részen elkeskenyedik és egyetlen sejtsor feloldódásával felszakad. A már említett spirális vastagodású sejtrétegben a portokfal kiszáradásakor keletkező feszültség következté-



151. ábra.
Redukált virágtakaró (*Carpinus betulus* – gyertyán): 1. porzós virág; 2. termős virág



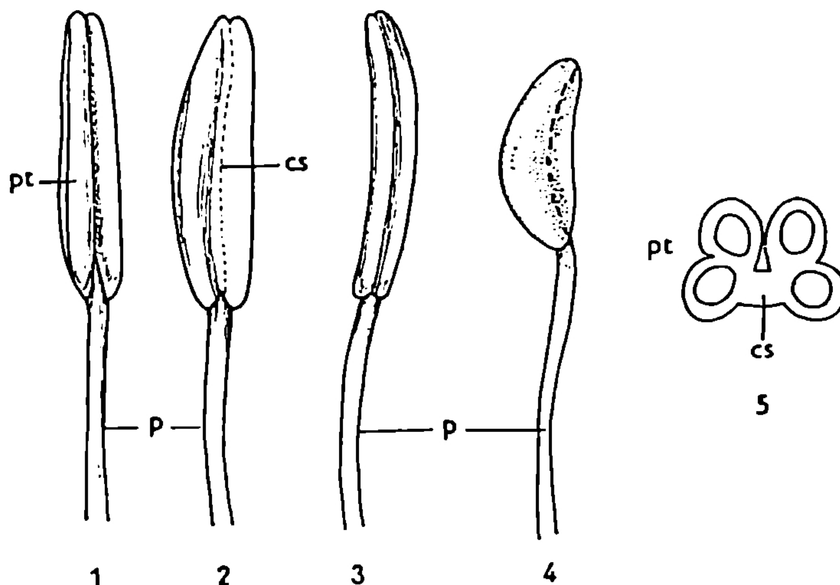
152. ábra. Szirom-epidermiszek felülnézetben: 1. *Calceolaria* („papucsvirág"); 2. *Anchusa officinalis* (atracél); 3. *Pelargonium* (muskátli); 4. *Linum usitatissimum* (házi len)



153. ábra. Viola tricolor (háromszínű árvácska) sziromlevelének keresztmetszete: fe – felső epidermisz papillákkal; m – mezofillum nyalábbal; ae – alsó epidermisz; f – farész; n – háncsrész

ben a portokfelek néha pattanásszerűen felnyílnak és kifordulnak, ezáltal a virágpor kiszóródik, vagy lazán összetapadva, a legkisebb érintésre a virágot látogató rovarok szőrös testére kenődik. Ezek a legáltalánosabb esetek.

A porzószálak egymással többesével összenőhetnek, és ún. *falkákban* csoportosulnak. A ricinus és a tök hím virágában és a mályvafélék virágában a porzószálak egy falkába nőttek össze; a pillangósok virágában 9 porzószál összenőtt és egy külön van (kétfalkás porzótáj; 155. ábra); az orbáncfű virágában 3 falkában van egyenként sok porzó.



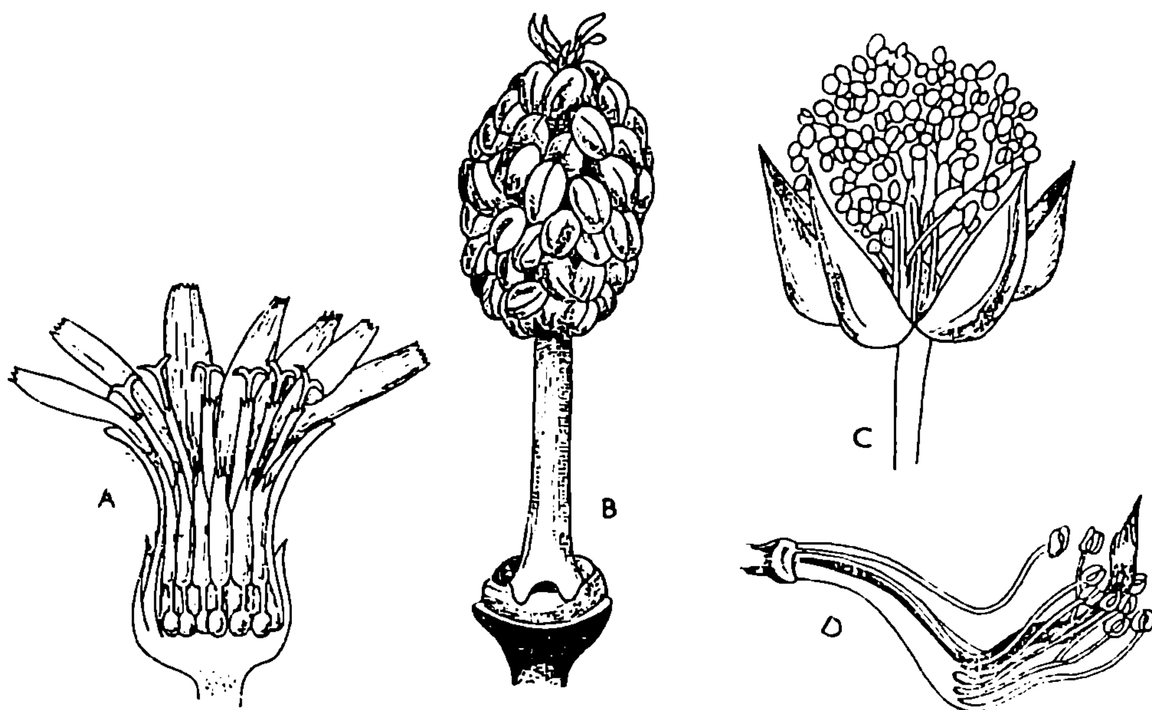
154. ábra. Lilium candidum (fehér liliom) porzó: 1. felülnézetben; 2. alulnézetben; 3. oldalnézetben; 4. oldalnézet portok felnyílása után; 5. a portok keresztmetszete; p – porzószál; pt – portok; cs – csatló

A *termőlevelek* a virág hajtástengelyének, a vacoknak a legfiatalabb csúcsi *(terminális)* szakaszán szerveződnek – külön-külön vagy együtt – termőkké vagy termővé. Éppen csúcsi helyzeténél fogva merül fel az a magyarázat, hogy a termő a hajtástengely folytatásából, és nem levelekből szerveződött.

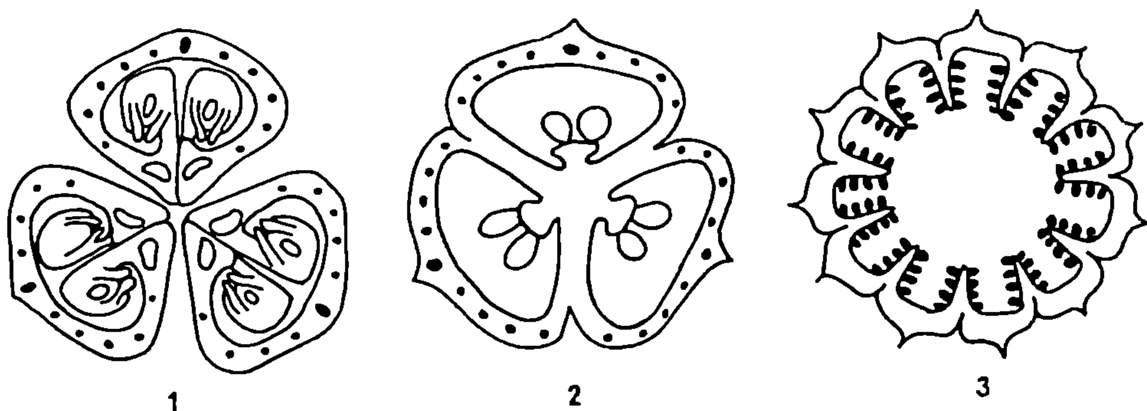
A zárvatermő növények termőlevelein létrejövő magkezdemények éppúgy, mint a nyitvatermők esetében, megfelelnek a harasztok makrosporofillumain fejlődő makrosporangiumoknak. A zárt termővé való összenövésnek is megfigyelhetjük egyes fokozatait. A legprimitívebb zárvatermő családban *(Winteraceae)* találunk „félig nyitott" termőt is. A termőnek az a többnyire alsó része, amelyben az egy vagy több magkezdemény van: a *magház*. A külvilággal azaz a termékenyítést végző, virágporból származó hím gamétákkal való kapcsolatot a termő csúcsi részén kialakult *bibe* és annak folytatásában a *bibeszál* biztosítja. Ha a magház és a bibe között nincs bibeszál, akkor ülő bibéről beszélünk. A bibe felülete rendszerint papillás vagy tollasan szőrözött, esetleg sima, ragadós, és a rajta megtapadó virágporszemek kihajtásához kellő nedvességet és tápanyagot biztosít.

A magkezdemények a magháznak rokonsági körre jellemző módon meghatározott helyén, a *placentán* vagy magtanyán jönnek létre többesével vagy – a törzsfejlődés folyamán végbement redukció következtében – gyakran egyesével. E tekintetben néha növénycsaládonként is nagy a változatosság.

Ősibb jellegű virágokban a termőlevelek nagyobb számban, különállóan, szabad termőkként, többnyire spirális elrendezésben fejlődnek (liliomfélék, boglárkafélék, sőt a rózsafélék nagy részében is). A termők spirális elrendeződése még ott is fennmaradt, ahol a virágtakaró és a porzótáj már örvös (pl. málna, szamóca). A fejlődés iránya: egyrészt a termőlevelek számának csökkenése, egy körbe való rendeződése, másrészt összenövése egymással *forrt termővé*, valamint *besüllyedése* a vacokba. Ez utóbbi esetet úgy is tekinthetjük, mint a termő és a virág többi részeinek: a virágtakarónak vagy a vacoknak az összenövéseit. Eszerint beszélünk *felső állású*, szabad termőtájról (pl. szamóca, boglárka), *egytermőlevelű felső állású* (pl. búza), *szabad alsó állású* (pl. rózsa, alma), *forrt felső állású*



155. ábra. Porzótáj típusok: A – *Lactuca* (saláta) virágzatának hosszmetszete; B – *Malvaceae* (mályvaféle) egyfalkás porzótája középen a bibék láthatók; C – *Ricinus* porzós virága; D – *Papilionaceae* (pillangósvirágú) kétfalkás porzótája és termője

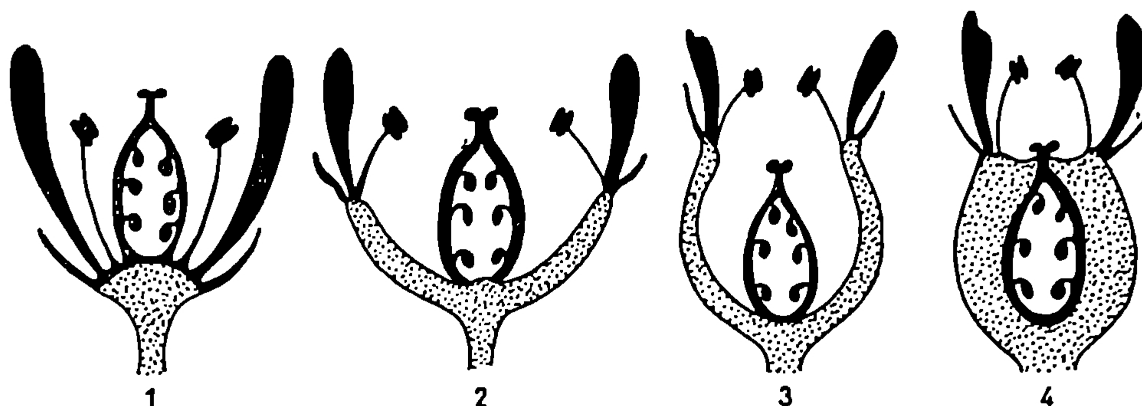


156. ábra. Termőtáj típusok: 1. apokarp, 2. és 3. (cönokarp szinkarp és parakarp) termőtája

(pl. mák, tulipán), *forrt alsó állású* (pl. dinnye, dió) termőkről (156. és 157. ábra). A termőlevelek mind önmagukkal, mind egymással való összenövésének – amint már említettük – különböző törzsfejlődési és egyedfejlődési fokozatai vannak.

A *virágban* az ismertetett fő elemek mellett *vannak járulékos alkotórészek*, amelyek nem általánosak, de jellemzők.

A *mézfejtők* igen változatos kialakulásúak. Rendszerint felületi mirigyszövet megnyúlt papillás sejtjei termelik a csillogó, ragadós nedvet. A keresztesvirágúakban ezek módosult porzóknak (*staminódiumok*nak) tekinthetők. Az ibolya virágában a két háti (alsó) helyzetű



157. ábra. A termő, ill. a magház helyzete: 1. felső állású; 2. és 3. közép állású; 4. alsó állású (a virágtengely pontozott)

porzónak mézfejtőként működő függeléke belenyúlik az alsó sziromlevél sarkantyújába. Leggyakoribb, hogy a szirmok vagy a porzók tövében, a virágtakaró vagy a vacok belső felületén foltokban, esetleg hasítékokban alakulnak ki a mézfejtők (zsálya, szegfű, szilva, liliom).

A termő gyakran lemezes kialakulása és szöveti felépítése is levél-eredetére utal. Epidermiszén szőrképletek, sztómák, kutikula, a bibe epidermiszén papillák fordulhatnak elő. Külső és belső epidermisze között parenchima helyezkedik el, amelyben igen gazdag nyalábrendszert találunk. Rendszerint 1—3 vagy több szállító nyaláb van termőlevelenként. Középen fut a gerincnyaláb; a két szélén pedig a ventrális (hasi) nyalábok. A termőlevelek összeforradása a ventrális nyalábok mentén történik, s ezáltal azok beljebb helyezkednek el, mint a gerincnyalábok. Ha az összeforradás következtében válaszfalak is fejlődnek a termő belsejében, akkor a nyalábok itt is folytatódnak mint placentális nyalábok. Így a termő – a benne fejlődő mag ellátása érdekében – szállító szövet-rendszerben a leggazdagabb az összes virágrészek között.

A VIRÁG SZERKEZETE, A VIRÁGKÉPLET ÉS A VIRÁGDIAGRAM

Miután a virág elemeivel külön-külön megismerkedtünk, vizsgáljuk meg a virágnak mint egységnek a főbb jellemzőit. Az ideális *hímnős* virágnak tehát van virágtakarója: csészéje és pártája vagy két lepelköre; porzótája: a virágtakaró-levelek számával egyező vagy annál több porzóval; és termőtája: különálló vagy összeforrt, egy vagy több termőlevélből alakult termővel. A felsorolt alkotórészek bármelyikének részleges vagy teljes hiánya már visszafejlődés eredményeként jött létre. *Csupasz* virágról akkor beszélünk, ha a virágtakaró hiányzik. A redukció a virágtakarónak csak egy örvére vagy egyes virágtakarólevelekre is korlátozódhat. A porzó vagy termőtáj teljes redukciója az egynemű vagy váltivarú nő- vagy hím virágok esetében fordul elő. A redukció fokozatai egy növényen belül is megtalálhatók, pl. a sárgarépa, a spárga (nyúlárnyék) virágai között.

A virág felépítésében megnyilvánuló szabályosságok közül az egyik legjellemzőbb a *szimmetria*. Már a vegetatív hajtásrendszernek, sőt az egyes leveleknek a felépítésében

érvényesülnek a *szimmetrikus szabályosságok*, ezért a virág mint módosult hajtás, sok mindent megőrzött a vegetatív hajtás szimmetria-viszonyaiból, bár nagymértékben bonyolódott és módosult.

Jellemző a *kétszikű növények* virágainak nagy részében *az örvök ötös tagszáma*. Megtalálható ez még olyan esetekben is, ahol a vegetatív hajtáson a szórt levélállás keresztben átellenessé módosult (pl. télizöld meténg, orbáncfű, bodza stb.). Ha ötös vagy az 5 többszörösének megfelelő tagszámú porzótájjal együtt a virág többnyire 5 szimmetria síkkal osztható, felülnézetben tükörképszerűen egyenlő részekre, akkor *sugaras (radiális) szimmetriá*ról beszélhetünk. Az egyszikű növények esetében a külső és belső lepelkör, valamint a két porzókör, sőt a termő is – tehát mind az öt kör – háromtagú (trimer), és az egymást követő szintek váltakozó állásúak (pl. liliom, hóvirág, kardvirág, sáfrány stb.). A keresztesvirágúak, a szívvirág, az orgona, fagyal, *Forsythia* virága már csak *két egymásra merőleges szimmetria-sík*kal osztható. *Egyszimmetriájú* az ajakosok, pillangósok, tátogató-, ibolya-, füstike, kosbor-félék családjába tartozó fajok virága, de nagyon sok példát találunk rá más családokban is (pl. szarkaláb, lonc, ezerjófű stb.). Az egyes virágok szimmetriáját a virágzatban elfoglalt helyzetük is meghatározhatja, pl. a fészkesek szélső, egyszimmetriájú, nyelves, és középső sugaras vagy korongvirágai, az ernyősök összetett ernyővirágzatán vagy a keresztesek sátorozó fürtjén a szélső helyzetű virágok kifelé eső szirmai többszörösen nagyobbak a belső helyzetű szirmoknál (pl. koriander, *Orlay*-murok, tatárvirág). Az egyszimmetriás virágok nagy részében erős alakbeli és szerkezeti módosulások és redukciók jutnak kifejezésre. A tátogatók és ajakosok esetében (pl. oroszlánszáj, árvacsalán) általában a belső *(adaxiális)* helyzetű sziromcimpák felfelé hajlanak, és az ún. *felső ajakot* hozzák létre, míg a többi 3 cimpa az *alsó ajak*ot, ugyanakkor a felső középsíkba (mediánsík) eső porzó többnyire egészen visszafejlődik. A két ajakra való tagolódás gyakran a csésze csövén is felismerhető. Az ibolya és árvácska alsó helyzetű két porzójának mézfejtő nyúlványa az alsó középállású sziromból alakult *sarkantyú*ba nyúlik.

A legtöbb pázsitfű virága lényegében *csupasz virág*. A virágtakaró szerepét itt a virágok és virágzatok *előlevelei*, a toklászok és pelyvák vették át.

Ritkán ugyan, de találkozunk szerkezetükben alapvetően *aszimmetrikus virágok*kal is a növényvilágban. Példának az ismert macskagyökér és a virágnád *(Canna)* virágát említhetjük. Mindkét esetben bizonyos fokú redukcióval, és az eredeti szimmetrikus szerkezet módosulásával van dolgunk (158. ábra).

Az eddig ismertetett, a virág felépítésében felismerhető szabályszerűségeket röviden *virágképlet*tel és *virágdiagram*mal fejezhetjük ki. A virágképletben a virágievelek különböző típusait görög-latin nevük kezdőbetűivel jelezzük *(P=lepel, K=*csésze, *C=*párta, *A=*porzótáj, *G=*termőtáj), az egyes körök tagszámát arab számok fejezik ki, amelyek közé + jelet teszünk, – ha a megfelelő virágtáj egynél több körös. Az egy tájon belüli összenövéseket zárójellel, a szomszédos tájak közöttit szögletes zárójellel juttatjuk kifejezésre. Ezenkívül a virág nemét és szimmetria-viszonyait, valamint a termő és a többi virágrész egymáshoz viszonyított szintjét is jellemezzük.

Így pl. a kikerics 5 körös, 3 tagú, hímnős, sugaras szimmetriájú virágát, amelyben a lepel kétkörös, a termő forrt és felső állású, így írjuk le:

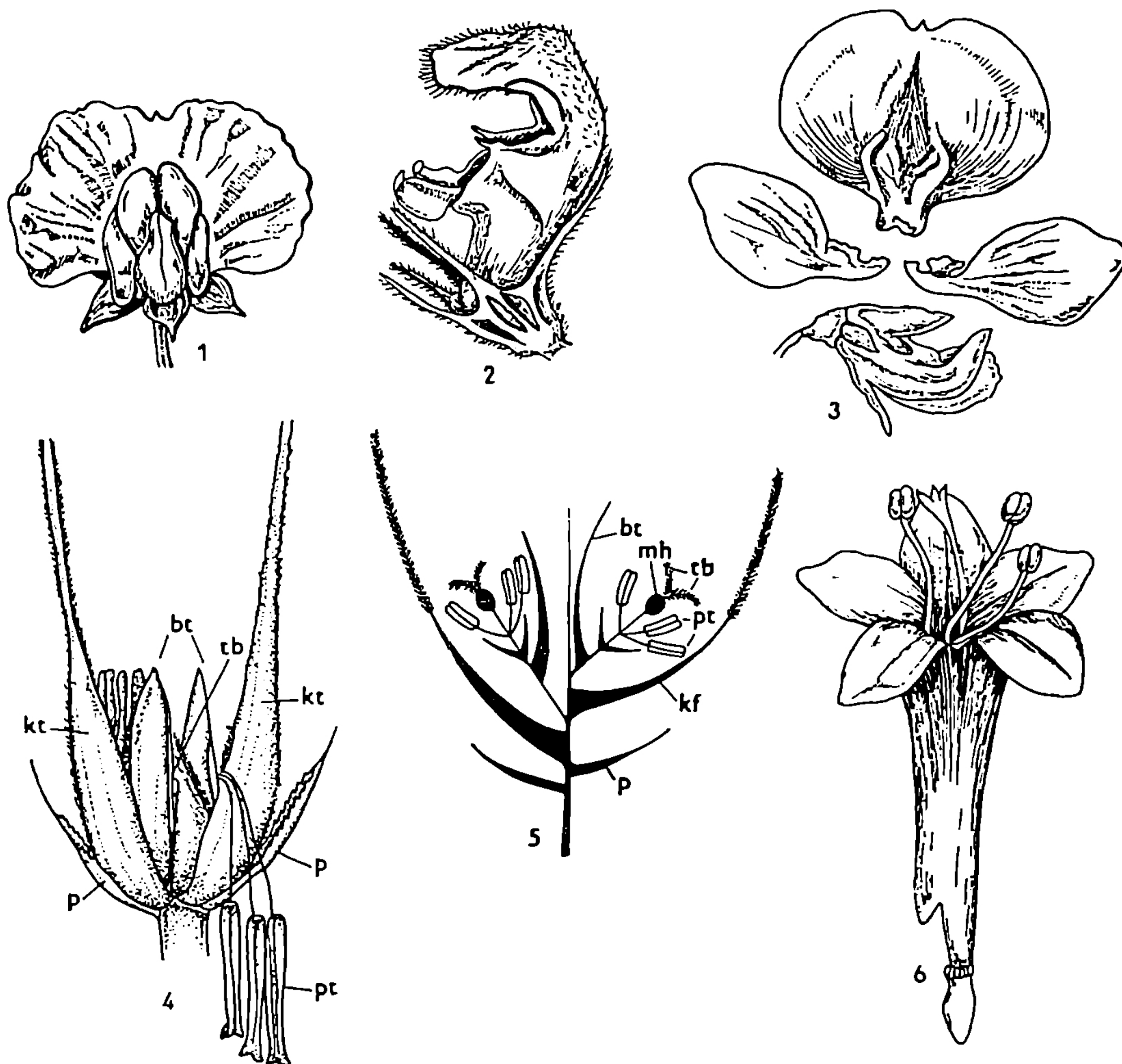
$$⚥ \ast P[\downarrow(3+3), A\,3+3]\ G\,(\underline{3})$$

A rózsa virágának képlete csésze, párta, sokporzó és termő, utóbbi a vacok kehelyszerű öblébe besüllyedve:

$$⚥ \ast K5,\ C5,\ A\infty,\ G_{\overline{\infty}}.$$

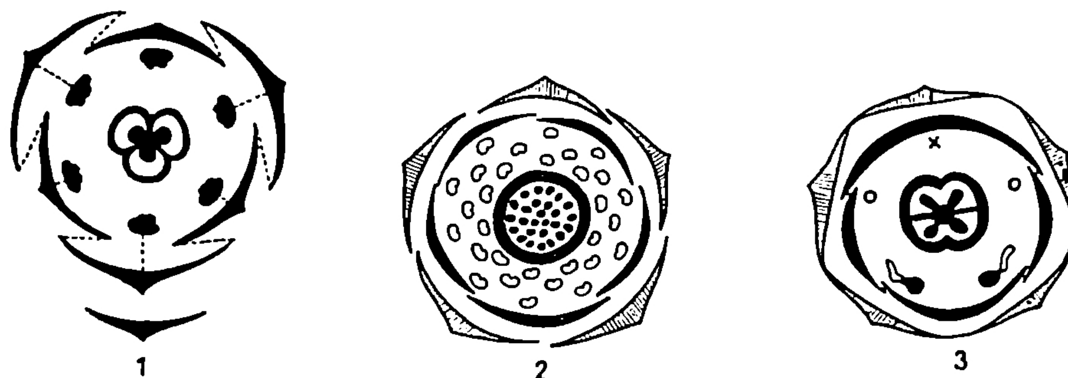
A zsálya ajakos virága:

$$⚥ \downarrow K(5)\,[C(5), A\,2],\ G\,(\underline{2})$$



158. ábra. Pisum sativum (veteményborsó) virága (1), sziromlevelei (3); 2. *Lamium* (árvacsalán) virága; 4. *Secale cereale* (rozs) kalászkája, két termő virággal; p – pelyva; kt – külső toklász; bt – belső toklász; pt – portok; tb – tollas bibe; mh – magház; 5. *Gramineae* (pázsitfüvek) füzérke szerkezete, vázlatosan; 6. Valeriana aszimmetrikus virága

Még többet fejezhetünk ki a virág vázlatos alaprajzával, a diagrammal (159. ábra). A vacok egyes csomóit egyre kisebbedő koncentrikus körökkel ábrázoljuk, úgy hogy a legbelső kör vagy pont legyen a virágtengely csúcsa. A körökön az örvök tagszámának megfelelő arányban, vagy ha kell, a valóságos arány és helyzet figyelembe vételével ábrázoljuk a virágievelek képletes keresztmetszetét. A virág-alaprajz függőleges tengelyét vesszük a középsíknak (medián), ami egyúttal az egyszimmetriás virág szimmetria-síkja. Fent a medián *adaxiális* oldalán jelezzük a viszonylagos főtengely (kis kör alakú) metszetét, lent a virág támasztólevelét vagy murváját (ha redukálódott: szaggatott vonallal), és



159. ábra. Virágdiagramok: 1. *Colchicum autumnale* (őszi kikerics). 2. *Rosa canina* (gyepű rózsa), és 3. *Salvia pratensis* (mezei zsálya) diagramja

kétoldalt a virágkocsány előleveleit, ha vannak. A diagramon kifejezésre lehet juttatni, a bonyolultabb redukció és aszimmetria eseteit, a sarkantyút, a mézfejtőket, a porzók falkába való rendeződését, sőt a termő belső szerveződését, a magkezdemények helyzetét és szerkezetét is.

A VIRÁGZAT VAGY REPRODUKTÍV HAJTÁSRENDSZER

Néhány kivételtől eltekintve *a növények hajtásrendszerén nem egyetlen, hanem több, sokszor több száz és ezer virág fejlődik.* Ha a virágok a tipikus vegetatív hajtásrendszeren közvetlenül, nem magánosan fejlődnek, hanem többesével egy közös, a vegetatív hajtás rendszerétől felépítésében többé-kevésbé különböző tengelyről ágaznak el, akkor *virágzat*ról beszélünk. A virágzat más megfogalmazás szerint olyan hajtásrendszer, amelyen nem tipikus lomblevelek és vegetatív elágazások, hanem (virágzati és virág-) fellevelek, virágok és hasonló, esetleg továbbfejlődő elágazások vannak.

A virágzatok felépítése természetesen a vegetatív hajtásrendszerből vezethető le. A törzsfejlődés folyamán azonban specializálódás és redukció következtében nagy változatosság alakult ki, ezért a virágzatok alaktanával érdemes behatóbban foglalkoznunk.

Sok virágzat *elágazási rendszere közalapos vagy monopodiális* jellegű, amelynek lényeges ismertetőjele az, hogy az elágazás mindig oldalsó helyzetű, és a többé-kevésbé továbbnövekedő főtengely csúcsa alatt jön létre. Amennyiben az elágazódás után a főtengely tovább növekedik, és ismételten egyre magasabb szintekben újabb oldalágakat hoz létre: *fürtös típusról* van szó. Ha egyszeri elágazódás után hamarosan befejezi növekedését, virágban vagy csonkán zárul, és további elágazódásra már legfeljebb csak a létrejött egy-két (vagy ritkán több) oldalág képes: ez az ún. *bogas virágzat.* Mindkettőn belül megkülönböztetünk *egyszerű* és *összetett* virágzatokat. Az egyszerű virágzat főtengelyéről ui. közvetlenül ágaznak el a virágok, míg az összetett virágzat több egyszerű virágzat közös főtengelyen való csoportosulásával jellemezhető. Az összetett virágzatok főtengelyének és az első- és másod- stb. rendű oldalágak tengelyének elágazódása lehet azonos vagy különböző típusú.

Az *egyszerű fürtvirágzat*ban a virágok többnyire egyenlő hosszú kocsánnyal erednek a

közös főtengelyen. (Pl. kék ökörfarkkóró, gyűszűvirág, csillagfürt, akácfa.) Ha a virágok kocsánya nem egyenlő hosszú, hanem az alsóké hosszabb, a felsőké rövidebb, és ennek következtében a virágok közelítően egy síkban virágoznak: *sátorról* (pl. tatárvirág); ha a főtengely és a kocsányok növekedése következtében a sátor a virágzás után közönséges fürtté alakul: *sátorozó fürtről* beszélünk (pl. pásztortáska, mustár, káposzta). A virágok a főtengely csúcsán egymáshoz közel, egy rövid szártagú szakaszon jönnek létre, különböző hosszú kocsányokkal, és többé-kevésbé egy síkban vannak az *egyszerű ernyőben* (pl. muskátli), vagy gömbfelületen oszlanak meg a *fejecske* vagy *gömb virágzatában* (pl. lóhere). Ha a virágok ülők, vagy igen rövid kocsánnyal ízesülnek egy hosszabb, vékony, merev főtengelyhez: *füzér* (pl. apró bojtorján — *Agrimonia*); ha a főtengely lazán csüngő: *barka* (pl. fűzfélék); ha megvastagodott: *torzsa virágzat*ról beszélünk (pl. kontyvirág, kukorica). Kúposan kiszélesedett vagy tányérszerűen szétterülő főtengelye van a *fészekvirágzat*nak (pl. fészkesek). Az utóbbinak fürtös jellegét bizonyítja a virágok kifejlődésének befelé tartó *(centripetális)* sorrendje. (160. ábra.) A virágzati főtengely kehelyszerű kialakulása jellemzi a füge virágzatát, amelynek csúcsi része csak virágzáskor nyílik fel, amikor a rovarok behatolhatnak a kehely belsejében elhelyezkedő, sok apró váltivarú virághoz.

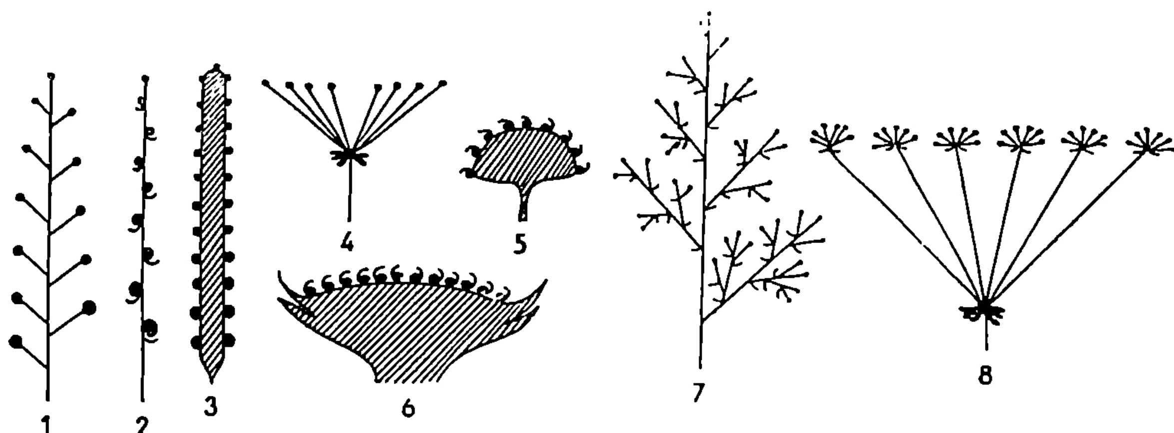
Az egyszerű bogas virágzatokat az egyes csomónként létrejövő elágazások száma szerint *egyes, kettős* vagy *többes bogasnak* nevezzük. Az egyes bogas virágzatban az elágazás lehet váltakozó, és ekkor *forgó* (pl. kardvirág); különböző hosszú kocsányokkal a virágok egyenlő magasságba jutnak: *legyező* (pl. mocsári nőszirom); vagy ha mindig azonos oldalon van az egyes bog: *kunkor* (161. ábra) (pl. nefelejcs). Egyszerű kettős bog rövid virágkocsányokkal a répa éretten is együttmaradó *gomolyvirágzata*, később terméságazata.

Az egynemű *összetett fürtös típusú virágzatok:* a *buga vagy összetett fürt* (pl. japánakác, orgona, szőlő), a *kalász vagy összetett füzér* (pl. búza, rozs), az *összetett ernyő* (pl. ernyősök). Az *egyszerű összetett bogas virágzatok: álernyő vagy összetett kettős bog* (pl. macskagyökér, habszegfű, csillaghúr) *bogernyő* vagy *összetett többes bogas virágzat* (pl. bodzafa, ostorménfa).

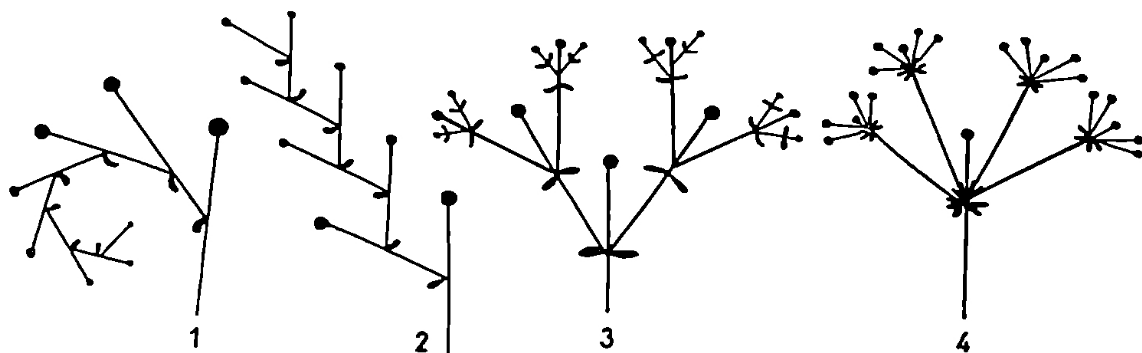
Különböző egyszerű virágzatok is kombinálódhatnak az összetett virágzatokban: *füzérkés fürt* (pl. zab), *fészkes fürt* (pl. acsalapu), *fészkes sátor* (pl. cickafark), *forgós kettős bog* (pl. ajakosok), sőt különböző típusú elágazódások is kombinálódhatnak: *forgós fürt* (pl. bokrétafa). stb.

A virágzatok kifejlődésével gyakran együttjár az egyes virágok szerepének differenciálódása, redukciója, ugyanakkor a virágzat fellevelei és az egyes virágok támasztólevelei (murvái) és előlevelei egyrészt egészen visszafejlődhetnek, másrészt a virágzatban fontos szerephez jutva specializálódhatnak.

A virágzaton belüli specializálódásra jó példa a ricinus kettős bogas fürtvirágzata. A hím virágok a virágzat alsó részében, a nővirágok a csúcsán csoportosulnak. A kontyvirág, vagy a *Calla* torzsáján alul vannak a csupasz nő-, felül a hím virágok. Az egész virágzatot egyetlen virágzati buroklevél mint valami lepel burkolja. Az üstökös gyöngyike fürtvirágzatában az alsó hímnős virágok rövid kocsányúak és jelentéktelen fakó színűek, míg a fürt csúcsán, az üstökben hosszú kocsányú, élénk kék színű meddő virágok hívják fel magukra a figyelmet. Sok virágzatban a *murvák* (pl. csormolya, zsálya) vagy *fellevelek* (pl. mikulásvirág és broméliafélék) *vetekednek feltűnőségükben a virágokkal.* Bonyolult rendszerbe tömörülnek a redukált virágok az egyes *kutyatej* fajok virágzatában: a *cyathiumban.* Erősen módosultak a virágok a pázsitfűfélék kalász (összetett füzér) vagy buga (füzéres fürt) virágzatában. A redukált virágtakaró védő szerepét a virágok előlevelei, a *toklászok* és az egyes kalászkák támasztó- és előlevelei, a *pelyvák* vették át. Fajra és fajtára jellemző módon a toklászokon és pelyvákon *szálkák* is fejlődnek (pl. búza, rozs, árpa, zab, vö. tarbúza; l. 158. ábra).



160. ábra. Fürtös típusú virágzatok: 1. fürt; 2. füzér; 3. torzsa; 4. ernyő; 5. gomb; 6. fészek; 7. buga; 8. összetett ernyő



161. ábra. Bogas típusú virágzatok: 1. kunkor; 2. forgó; 3. összetett kettős bog; 4. összetett többes bog

Ugyancsak nagymértékű redukciót és átalakulást tapasztalhatunk a fűzfa-, bükkfa-, és diófafélék barka virágzatában. A nyírfafélék családján belül is változatos formák adódnak. Ezek a barkák lényegében *kettős bogas füzér* virágzatok. A hím barkák főtengelyén eredő pikkelyszerű murvákhoz többnyire kétoldalt a kettős bog murvái csatlakoznak.

A VIRÁG MŰKÖDÉSE, A VIRÁGNYÍLÁS ÉS A MEGPORZÁS

A virágban mint reproduktív szervben megy végbe az ivartalan és egyúttal az ivaros szaporodás is. A kétféle szaporodási mód közül az utóbbi az igényesebb: a női és hím gamétáknak találkozniuk kell, hogy a sporofiton, ill. a zigota létrejöhessen. Ezt a folyamatot előzi meg a megporzás: a virágpornak, vagyis a mikrospórák falán belül a mikrogametofitonnak és a hím gamétáknak a termőre, pontosabban a bibe felületére való jutása.

Az ivaros szaporodás az élővilág fejlődésének egyik fontos mozzanata és előfeltétele. Két – egymástól bizonyos mértékben eltérő eredetű és tulajdonságú – szervezet öröklött elemeinek összetevődéséből adódó evolúció lehetőségei azonban csak akkor valósulnak

meg, ha az egyesülő szaporító sejtek nem mindig azonos, hanem öröklött elemeikben többé-kevésbé eltérő szervezetekből származnak. Ezt a feltételt legegyszerűbben, a *kétlakiság* biztosítja, amely az azonos szervezetről származó gaméták egyesülését eleve kizárja.

A sporofitonnak mint az egyedfejlődés ivartalan szakaszának a szó szoros értelmében véve nincs neme, hiszen ivarsejteket közvetlenül nem hoz létre. Mivel azonban a kizárólag makro- vagy mikrospórák fejlesztésének képessége a kétlaki (vagy *dioikus*) fajokban többnyire örökletesen különböző sporofitonra korlátozódott, így a gametofiton nemét a kiinduló spórákra (makro- és mikrospóra) és a sporofitonokra is vonatkoztathatjuk. Ezen az alapon beszélünk hím és női ivarú növényekről, pl. kender, spenót, datolyapálma stb. Ha a hím és nővirágok egy növényen megtalálhatók, akkor *váltivarú egylaki* növénnyel van dolgunk, pl. diófa, tölgyfa, mogyorófa, tök stb. A zárvatermők körében leggyakoribb a *hímnős virág*, amelyben a hím és női gametofitonokat a spórától a hím és női gamétákig felnevelő mikro- és makrosporofillumok, azaz porzók és termők együtt vannak.

Az *öntermékenyülést* egyes esetekben a hímnős virág szerkezete biztosítja. Előfordul, hogy virágzás idején sem válnak szét a virágtakaró-levelek vagy az azok szerepét pótló fellevelek. Az öntermékenyülés rendszere származástanilag viszonylag fiatal. Ezt bizonyítja, hogy egyrészt nincs nagyobb rokonsági körökre korlátozva, tehát közeli rokon fajok között is megtaláljuk a legkülönbözőbb idegen-termékenyülést biztosító mechanizmusok mellett, másrészt a virág szerkezete sem különbözik lényegesen a rokon idegentermékenyülő típusokétól. Az önmegporzás általában biztonságosabb.

A kizárólag *idegen megporzást* a kétlaki növények esetében a porzós és termős virágok más-más szervezeten való kifejlődése biztosítja (pl. fügefa, kender, komló, spenót, kőrislevelű juhar, egyes vad szamóca fajok, fűzfa, nyárfa, datolyapálma stb.). A spárga és az eperfa természetes állományaiban vannak hímnős, hím és nőivarú egyedek is, míg a kender, spenót, szamóca alakkörében csak a nemesítési munka eredményeként vannak hímnős virágú fajták. Az idegen-megporzást elősegítő körülmény a *váltivarú virágok* kifejlődése. Gyakran a hím és nővirágok külön virágzatokban (pl. nyírfa-, bükkfa- és diófélék barkái, sásfélék hím és nőivarú füzérei, kukorica hím buga- és női torzsavirágzatai stb.), vagy esetleg ugyanazon virágzaton belül külön csoportokban rendeződnek (pl. ricinus, kontyvirág, szelídgesztenye).

Egy hímnős virágon belül a *bibe és a porzók között levő távolság* csökkentheti az önmegporzódás lehetőségét. Ez kisebb-nagyobb mértékben sok virágon megfigyelhető, de legszembetűnőbb pl. a kankalin és füzény virágszerkezetében. Az előbbi esetében két, határozottan elkülönülő virágtípust képviselő egyedek egyenlő arányban fordulnak elő a vad állományokban: az egyik virágtípusban a bibeszál hosszú, kiemeli a bibét a pártacsőből, a porzók rövid porzószálon a pártacső közepe táján helyezkednek el; a másikban a rövidebb bibeszál miatt a bibe éppen abban a szintben van, ahol az előbbi virágtípus porzói; míg a porzók egészen fenn, a pártacső torkában erednek. A füzény portokjai és bibéje három különböző szintban helyezkednek el. A kankalin és füzény virágszerkezetével ismertetett jelenséget *„heterosztíliának"* nevezzük.

A bibe érése és a portokok felnyílása között egy virágon, sőt egy virágzaton vagy növényen belül is gyakran elég sok idő telik el. Ennek röviden *dichogámia* a neve. Előfordul váltivarú virágok esetében is (pl. diófa), de jelentős szerepe van a hímnős virágok öntermékenyülésének a megelőzésében. A vöröshagyma virágában a virágnyílást követő órákban először a porzók repednek fel. A bibeszál ekkor még rövid, a bibe éretlen, felülete kicsi, a virágpor nem tapad meg rajta, csak napok elteltével, amikor a bibeszál hossza már megháromszorozódott.

A heterosztília és dichogámia önmagában azonban csak mechanikusan hátráltatja az öntermékenyülést. Egyik sem akadályozza meg tökéletesen pl. a *szomszéd-megporzást*

vagyis egy növény különböző korú vagy fejlettségű virágai között való megporzódást. Az idegen-termékenyülést azonban olyan élettani és örökléstani jellegű mechanizmusok is elősegítik, amelyeknek megnyilvánulásai csak kísérletes módszerekkel elemezhetők. Az esetek egy részét mint *önmeddőséget* tartjuk számon.

A *megporzást* a növényvilágban különböző berendezések és környezeti tényezők végzik el. A megporzást lehetővé tevő és véghezvitelében aktív környezeti tényezők virágtípusra, részben a növények rokonsági körére jellemzők. Eszerint beszélünk víz, szél és állatok közvetítésével való megporzásról.

A *vízben* mint közegben végbemenő porzódásra kevés példa van : pl. a tüskéshinár, tófonal, tengeri fű többnyire hosszúkás vagy fonal alakú virágpora a vízben lebeg vagy lassan süllyed, és így jut rá a szintén a víz szine alatt található, rendkívül redukált nővirágok bibéjére. A csavarthinár nővirágainak porzódása (még szó lesz róla) már a víz színe felett történik és nem nedves közegben.

A *szélmegporzásnak* nagyon sok példája van a legkülönbözőbb rokonsági körökben· A fenyők esetében általános és gyakori mind az egy-, mind a kétszikűek körében. Fontos feltételei a szél megporzásnak a virágpor lebegőképessége, viszonylag nagy mennyisége, azaz megfelelő sűrűsége a levegőben. A lebegőképesség általában a virágpor abszolút súlyával fordítva arányos. Azt a korábbi feltevést, amely szerint a széllel porzódó növények virágporszeme apró – a mérések alig igazolták. Ezek a növények sokszor valóban nagy tömegben szórják a virágport, de ez a tulajdonságuk sem kizárólagos, főképp a virágra vonatkoztatva nem az. De ha pl. egy-egy barka virágzatnak, vagy a növény összes virágainak a számát tekintjük, és az összes termelt virágpor mennyiségét felbecsüljük, – ebben valóban a szélmegporzók vezetnek. Kis termetű szélmegporzó, lágyszárú növények összes termelt virágpormennyisége 20–1000 milliós nagyságrendű. A szélmegporzók virágpora nem ragadós, sima felületű, könnyen szabadul, esetleg „kifolyik" a kinyílt portokból és rögtön egyes virágporszemekre esik szét. Ezek között gyakori a váltivarúság és a kétlakiság. A hím virágok aprók, egyszerű felépítésűek, gyakran erősen redukáltak és nagyobb (barka) virágzatokba csoportosulnak. A nővirágok még jelentéktelenebbek, bár számuk rendszerint nem olyan nagy, mint a hím virágoké. A szélmegporzó fajok bibéi gyakran tollasok, szabadon állanak, pl. pázsitfüveké. Előfordul, hogy a nővirágból csupán a három piros bibe szembetűnő (pl. mogyoró). A nagyfokú redukció nyilvánvalóan a szélporzással függ össze. Ezt legjobban bizonyítja néhány rokon faj virágainak az összehasonlítása. Például a cukorjuhar és a kőrislevelű juhar szélmegporzó, kétlaki, virágtakarója egészen visszafejlődött, korán, lombfakadás előtt virágzik, míg a rovarmegporzó mezei, korai és tatárjuhar, valamint a jávorfa virágai hímnősek, virágtakarójuk pedig fejlett, később virágzanak.

Az *állatokkal való megporzás* nagy változatosságából a mérsékelt éghajlat alatt elég, ha a *rovarmegporzásról* beszélünk, mert az apró emlősök, denevérek és viráglátogató madarak közvetítette megporzás főleg csak szubtrópusi és trópusi növényfajokon fordul elő. A virágok alakjában, színében és illatában, nem kevésbé a porzók és termők, valamint a mézfejtők és „tápláló szőrök" kifejlődésében és szerkezetében kifejezésre jutó, itt dióhéjban ismertetett rendkívül nagy változatosság elsősorban a rovarmegporzáshoz való alkalmazkodásként fejlődött ki az evolució során. Kísérletileg bizonyítható, hogy egyes rovarok meghatározott színekhez, formákhoz és illatokhoz vonzódnak, akár velük született, akár tapasztalat által létrejött reflexek következtében – ugyanis a virágban találják meg táplálékukat, esetleg párjukat.

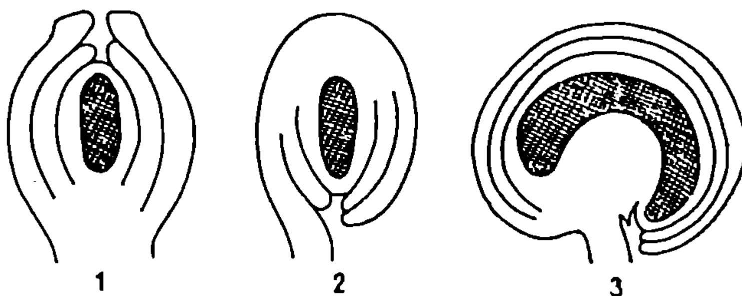
A virágok és rovarok kölcsönös alkalmazkodása hozta létre a rovarmegporzó virágok egyes főbb típusait. Az alkalmazkodás közvetlenül egyrészt a méretekben, másrészt a virágszerkezetben jut kifejezésre. A rovarmegporzó növények virágai többnyire hímnősek; ha egyivarúak, akkor a hím és nővirágok pártája megközelítőleg azonos megjelenésű (pl.

tök). A virágtakaró fejlett, színes, tetszetős: a virág illatozik és nektárt választ ki, vagy azt imitálja. A porzók és a bibe, valamint a nektáriumok és mézsarkantyúk elhelyezkedésében a főbb megporzó rovarok testarányainak megfelelő méretek alakultak ki.

A MAGKEZDEMÉNY, A MAKROSPÓRA ÉS A MAKROGAMETOFITON

A magkezdemény, lényegileg a magvas növények makrosporangiuma egyesével vagy többesével a makrosporofillumnak megfelelő termőlevélen, a zárvatermők termőjének meghatározott helyén: a magház placentáján fejlődik. Először dudorszerű kezdemény jelenik meg, amelyen hamarosan körülfutó perem formájában iniciálódik az egy vagy két *integumentum réteg*, amely a kifejlett magkezdeményt egy csúcsi kis felület kivételével beburkolja. E kis csúcsi nyílás a *mikropile* (kis kapu), amelyen a magkezdeménynek az integumentumok által egyébként fedett belső szövete, a *nucellus* szabadon marad (l. 149. ábra).

Ismerünk egyenes, visszafordult, görbült magkezdemény-típusokat (162. ábra). A főbb magkezdemény-típusok mellett ismerünk különböző mértékben redukált típusokat is, pl. a fagyöngyfélék családjában, ahol a redukció különböző fokozatai is fellelhetők. Ennek során a kiemelkedő magkezdemény mindinkább a placentába süllyed, míg a magház szövetében csak a spóra-anyasejt kifejlődése válik felismerhetővé. A magkezdeménynek az egy vagy két integumentum rétege által körülhatárolt belső szövetében, a nucellusban, a mikropile felé eső felület közelében alakul ki az archespórium vagy spóraképző szövet, de – a mikrosporangiumtól vagy virágpor-zsáktól eltérő módon – nem sok, hanem rendszerint csak egyetlen spóra-anyasejt fejlődik ki és osztódik számcsökkentő osztódással négy *makrospórává*. A spóraképződés idáig megegyezik a spórás növényekével, többek között a csipkeharaszt és a víziharasztok makrosporangiumában is csak egy spóraanyasejt működőképes. A létrejött makrospórák itt sem hullanak ki, de sorsuk különböző. Amint a víziharasztok esetében is előfordult már, hogy a makrosporangiumban egyetlen makrospóra marad meg, míg a többi visszafejlődik, úgy a zárvatermők többségében is az egyetlen haploid makrospóra hozza létre a női gametofitont (a *csírazsák*ot), miután benne három osztódással 2, 4 majd 8 sejtmag jött létre. A sejtmagok több-kevesebb citoplazmával ellátott és egészen finom hártyával határolt sejtek az eredeti makrospóra falán, majd a megnyúlt csírazsákon belül jellegzetes csoportokba rendeződnek. A mikropile felé eső csúcsban *3 sejt a petekészülék,* az ellenkező csúcsban a *3 ellenlábas sejt* és középen 2, majd azok összeolvadása után egy ún. *másodlagos poláris sejt* helyezkedik el. Az ismertetett



162. ábra.
Magkezdemény-típusok:
1. atrop (egyenes); 2. anatrop (visszafordult); 3. kampilotrop (görbült)

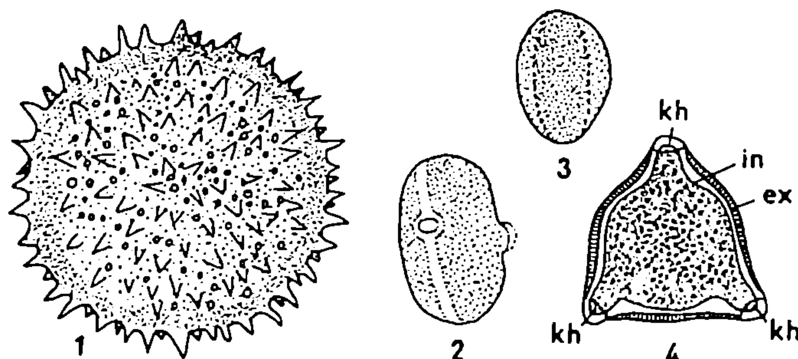
legáltalánosabb, ún. *monospórás típus*tól eltérő *bispórás* és *tetraspórás csírazsák*okat is ismerünk (l. a 209. ábrán). Belső szerveződésük különböző típusai rendszertani egységekre jellemzők, ezért azokról kapták a nevüket is. A csíra- vagy embriózsák a *női gametofiton.*

Meg kell említenünk itt a csírazsák fejlődésének néhány különleges esetét, amikor nem egy-egy, kettő vagy négy makrospórából indul ki a fejlődés, hanem vagy spóraanyasejtből redukciós osztódás nélkül, vagy a nucellus, esetleg az integumentum valamelyik diploid sejtjéből. Az *apospórás csírazsákok* belső szerveződése nagy vonásaiban megegyezhet a normális csírazsákéval, sejtjeinek száma azonban lehet kevesebb, és a belső differenciáltság elmosódott.

A sporogenezis, majd az azt követő csírazsák-fejlődés és gametogenezis elég korán megindul, amikor a magkezdemény még fejletlen, és sokszor az integumentum még nem fogta körül a nucellust. A csírazsák kifejlődése és nagymértékű megnövekedése rendszerint a nucellus szövetének rovására, az utóbbi részleges feloldódásával jár. Így pl. a makrospóraanyasejtet több sejtrétegben körülfogó nucellus szövet jelentősen redukálódik, egyes esetekben az egész nucellus felszívódik, és a csírazsákot körülvevő szövet is az integumentum sejtjeiből szerveződik.

A VIRÁGPORSZEM ALAKJA ÉS MÉRETE

A *virágpor-* vagy pollenszem *alakja és nagysága,* külső falának kialakulása változatos és a fajokra igen jellemző lehet. Ismeretes gömb (mályva), henger (bükköny) és orsó alakú (pohánka) virágporszem, de közöttük még sokféle átmenet lehetséges (163. ábra). A virágporszem méretei igen tág határok között mozognak, a nagyobbik átmérő kb. 5 mikrontól (nefelejcs) 250 mikronig (estike) terjedhet. Ezek természetesen szélső értékek, amelyeken belül 20–50 mikron között van a legtöbb zárvatermő pollenszemének a mérete. A tömegek aránya – mivel az átmérőkével köbös összefüggésben van – a tök és a bokrétafa (lógesztenye) virágporát összehasonlítva = 1000 : 1. Hasonló az arány a súlyban is. A virágporszemeken levő sejtfalvastagodás lehet egyenletesen szemcsés (pohánka), hálózatos (liliom), lehet tarajos (gyermekláncfű, katáng), és csapos (mályva, napraforgó). A megporzáskor a bibére jutva a virágporszem tömlőt hajt. A virágporszemek felületének



163. ábra. Pollenszemek 1. *Althaea rosea* (mályvarózsa); 2. *Vicia faba* (lóbab); 3. *Fagopyrum esculentum* (pohánka); 4. *Epilobium* (füzike); kh – kilépési helyek; ex – exine; in – intine

egy jellemzőbb bélyege a tömlő kilépési helyének, a pórusoknak (apró nyílások a virágporfal külső rétegén) a száma és elhelyezkedése. Egy pórus csupán az egyszikűeken fordul elő (pl. pázsitfűfélék). Három pórus a leggyakoribb (pl. akác, hárs stb.), de lehet igen sok is az egész felületen elszórva (pl. tök, konkoly).

A HIM GAMETOFITON ÉS A TERMÉKENYÜLÉS FOLYAMATA

A zárvatermők kétsejtes virágporszeme képviseli tehát a hím gametofitont. A nagyobbik a *vegetatív* a kisebbik a *generatív sejt*. Közöttük eleinte határozott sejtfal van, amely többnyire feloldódik, de a sejtmagokat saját plazmájuk veszi körül. A bibe felületére jutva, a virágporszem nedvességet vesz fel, helyesebben a bibe váladékától megduzzad, és ilyenkor rendszerint alakja is megváltozik (pl. a tojás vagy pálcika alak kigömbölyödik). Ezután – néha perceken belül – kihajt és behatol a bibe papillái között a bibeszál belső szövetébe, vagy közvetlenül a magházba, majd rendszerint a placenta felületén eljut egy magkezdeményhez. A virágpor-tömlő mindvégig fallal határolt, zárt cső, amelyben a virágpornak úgyszólván egész élőanyaga leáramlik. A plazma a tömlő növekedő csúcsában koncentrálódik, ezen belül a vegetatív vagy tömlősejt halad elől – fokozatosan kisebbedve és degenerálódva –, míg a generatív sejt vagy még a virágporszemben, vagy a kihajtást közvetlenül követő időszakban a tömlőben osztódik két hím gamétává, és követi a vegetatív sejt útját. A visszafordult és görbült típusú magkezdemények mikropiléje rendszerint a placenta felé van fordulva, és így a virágpor-tömlő könnyen elérheti. Előfordul például az egyenes magkezdeményű diófa- és nyírfaféléken a köldökön és chalazán, esetleg az integumentumon át való tömlő-behatolás is. A virágpor-tömlő a csírazsákhoz jutva tartalmát, a plazmát és a két hím gamétát – feloldódó csúcsán keresztül – kibocsájtja. A gaméták közül az egyik a petesejttel, a másik a központi (*poláris* vagy sarki) sejttel egyesül. Ezt a jelenséget *kettős megtermékenyülés*nek nevezzük, s ez jellemző a zárvatermők többségére.

A petesejt és az egyik hím gaméta egyesüléséből létrejött új diploid sejt, a *zigóta* az új sporofiton (embrió) kiinduló sejtje, amely rövidesen erőteljes osztódással csírává fejlődik. A központi sejt és a másik hím gaméta egybeolvadásából további osztódással tápláló szövet (endospermium) alakul, ez a poláris sejt eredeti kromoszómaszámától függően többnyire *triploid.*

A CSÍRA ÉS A MAG KIFEJLŐDÉSE

A kettős termékenyülés bekövetkezése után a csírazsákban gyors és mélyreható változások következnek be. A megtermékenyült petesejt (zigóta), valamint a rendszerint 3 sejt fúziójából létrejött másodlagos csírazsák-sejt osztódni kezd. A csírazsák maga erősen megnagyobbodik, – a nucellus szövetének a rovására –, és gyakran egészen az integumentumig terjed. A megnagyobbodás közben egyes esetekben hosszú nyúlványokat fejleszt, amelyeket *hausztóriumok*nak nevezünk.

A csírazsák megnövekedésének korai szakaszában szerveződő endospermiumnak magfe-

hérje-szövetnek – kevés kivétellel (pl. kosborfélék) – fontos szerepe van. A magfehérje szövetének a mag teljes kifejlődésekor raktározó szerepe van (ricinus), vagy teljes mértékben felszívódik és helyet ad a fejlődő csírának (mandula; 164. ábra).

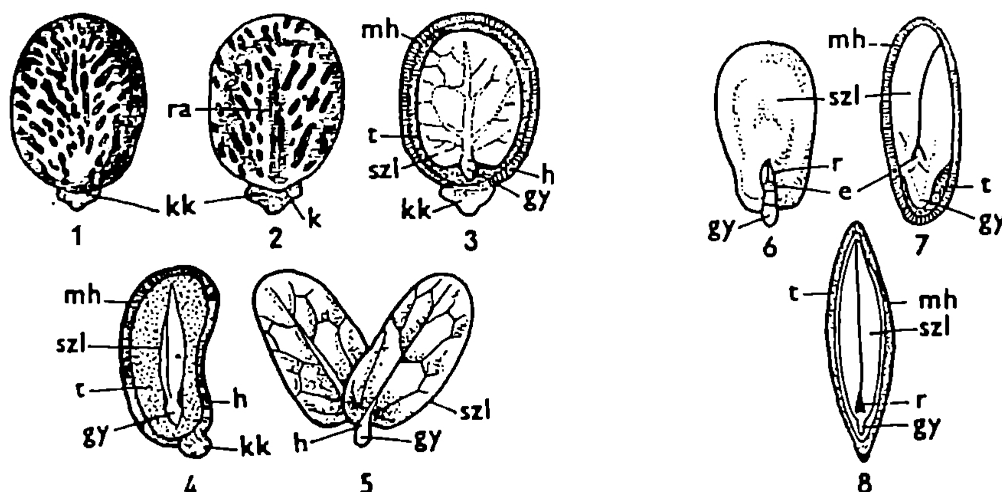
A *csíra* kiinduló sejtje (zigóta) a termékenyülés után ugyancsak hamarosan osztódni kezd, meghatározott sorrendben; kereszt- és hosszirányú sejtfalakkal először gömbölyű, többnyire határozottan rétegezett sejttömeggé fejlődik, amely a kétszikűek esetében a két sziklevél kezdeményének megjelenésekor szív, majd torpedó alakúvá válik. A csíra további fejlődése folyamán a terminális sarkon egyrészt a sziklevelek növekednek, gyakran meggörbülnek, begöngyölödnek, vagy összegyűrődve töltik ki a rendelkezésükre álló szűk teret, másrészt a rügyecske, a fiatal növény hajtástenyészőkúpja szerveződik gyakran néhány levéldudorral, sőt néha fejlett levélkezdeményekkel. A csíra bazális végén, a szuszpenzor irányában alakul ki a gyököcske kezdeménye a különböző hosszúságú sziklevél alatti szár (csíratengely) folytatásaként.

Az egyszikűek csírája a sziklevél kezdeményének megjelenésekor aszimmetrikussá válik; a rügyecske a sziklevél tövében, egy kis bemélyedésben jelenik meg.

A csírafejlődés különleges esetei közül említést érdemel az endospermium degenerálódása (pl. kosborfélék).

A nyugalmi állapotban új utódot tartalmazó szaporítószerv – a mag – szerepe a mohák és harasztok spórájához hasonló; általában hosszú ideig és a növényi életfolyamatok számára kedvezőtlen körülmények között (hideg, meleg, szárazság, vízborítás, oxigén-, fény-, tápanyaghiány stb.) is megőrzi életképességét. Nemcsak időben, hanem térben is biztosítja a faj fennmaradását és terjedését. Míg a harasztok spórája egyetlen sejt, és az új ivartalan szakasz (sporofiton) kifejlődése sokkal lassabban, az ivaros szakasz és az ivaros szaporodási folyamat útján mehet végbe, addig a *mag* nagyobb tömegénél fogva és a benne csíraként szunnyadó kész növény, fiatal sporofiton gyors csírázásával sokkal életrevalóbb a spóránál.

A növényvilágban a *mag mérete, alakja, szerkezete* és egyes alkotórészeinek kifejlődése tekintetében rendkívül nagy a változatosság, amely természetesen a különböző életfelté-

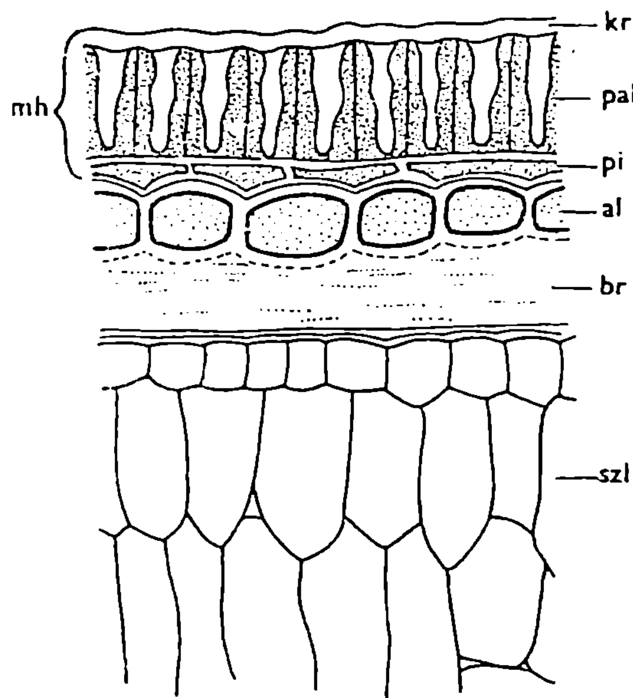


164. ábra. Ricinus communis (ricinus) magfelépítése: 1. és 2. a mag háti és hasoldali nézetben; 3. és 4. a mag középsíki és transzverzális hosszmetszetben; 5. izolált embrió; mh – maghéj; ra – raphe; gy – gyököcske; k – köldök; kk – köldökkúp; szl – sziklevél; t – tápszövet; h – hipokotil (szik alatti szár); *Amygdalus communis* – (mandula) magfelépítése: 6. embrio az egyik sziklevél eltávolítása után; 7. mag transzverzális hosszmetszete; r – rügyecske; e – epikotil (sziklevél feletti szár); 8. *Linum usitatissimum* (házi len) magjának hosszmetszete

telekhez való alkalmazkodással van összefüggésben. A mag tömegének szélső értékeit a Seychelle-szigeteken honos *Lodoicea* pálma magja (18 kg súlyú, 30 cm hosszú és 20 cm széles), valamint a kosborfélék és némely élősködő növény porszerűen apró magja (ezer mag súlya is 5 milligramm alatt van) jelenti. Egyetlen fajon belül mint öröklött sajátság, a mag nagysága is változatos lehet: pl. a bab termesztett fajtáinak ezer-magsúlya 130 és 600 g, a lóbab fajtáké 50–1500 g között van. A mag súlya és a kifejlett növény mérete között ez esetben – és általában – nincs összefüggés. Hasonlóképpen nagy a változatosság a magvak élettartamában, ami néhány naptól néhány évtizedig terjedhet.

Az esetek többségében a mag gömb, tojás vagy kissé görbült, vese alakú, a magkezdeményhez hasonló; inkább csak a mérete és színe változik meg. Gyakori eset azonban, hogy a magkezdemény erősen átalakul a fejlődés folyamán. Előfordul, hogy a termés szűk üregében a magvak szorosan egymáshoz simulva deformálódnak, szögletes, lapos formát veszn ek fel (pl. nőszirom, tulipán, lógesztenye stb.). Az egymagvú termésekben a termés alakja szabja meg a magét: pl. a fészkesek hosszúkás és változatos alakú kaszattermésében, a szelídgesztenye makktermésében, a pázsitfűfélék szemtermésében stb. Határozott formák adódnak a mag repítőkészülékének a kialakulásából. A különlegesebb és a magvak elterjedésében jelentős formák azonban inkább a zárt terméseken fejlődnek ki.

A magkezdeményt kívülről határoló, *egyszerű vagy kettős integumentum* külső szöveteiből szerveződő *maghéj* kialakulása a növényvilágban rendkívül változatos. Az esetek többségében a külső, a bőrszövetnek megfelelő sejtréteg is vastag, fásodott falú szilárdító szövet (pl. maszlag,), más esetben rövidebb-hosszabb egysejtű szőrök fejlődnek belőle, vagy a nedvdús sejtek külső érintő irányú fala felszakad (pl. paradicsom). A maghéj külső rétegei lehetnek húsos állagúak (pl. papsapka). A mag felületének sajátos szerkezete gyakran a felületi sejtek különleges kialakulásából származik (pl. mandula). A szilárdítószövet gyakran több rétegű és az egyes rétegeknek más-más típusú a sejtfalvastagodása, vagy sejtjeinek hossztengelye más irányú, és így nagy szakítószilárdságot biztosítanak a maghéjnak. A szilárdító sejtrétegek között vagy alatt lehet színanyagokat tartalmazó sejtréteg (165. ábra). A mag külső felületén rendszerint jól felismerhetjük a magkezdemény alaktani leírásakor már részletesebben ismertetett jellemvonásokat és szerkezeti elemeket.



165. ábra. Brassica napus (karórépa) maghéj-keresztmetszete: mh – maghéj; kr – külső réteg; pal – paliszád; br – belső réteg; al – aleuron; pi – pigment; szl – sziklevél

A magkezdemény belsejét eredetileg kitöltő *nucellus-szövetet* a maghéj alatt többnyire csak vékony szövet képviseli az érett magban, sőt sokszor teljesen hiányzik. Ez a *perispermium vagy külső táplálószövet*. A belső magfehérje-szövet *(endospermium)* eredetéről és szerepéről már a csírafejlődéssel kapcsolatban is volt szó. Itt említjük meg, hogy a nyitvatermők többsejtű női előtelepe teljes egészében bár nem kettős megtermékenyülés útján jött létre, szerepét tekintve megfelel a zárvatermők endospermiumának. Van-

nak több-kevesebb magfehérjét tartalmazó, és magfehérje nélküli magvak. Az utóbbi típusban a mag tartaléktápanyagai vagy a perispermiumban, vagy a csírában – azaz a sziklevelekben – raktározódnak. Kivételesen a kosborfélék magvában hiányzik minden tartaléktápanyag.

A *csíra* – a magban rejtőző új sporofiton növény – *fejlődésével* és főbb alaktani jellegzetességeivel már foglalkoztunk. A kétszikűek két sziklevelű csírájának tengelye egyrészt a magkezdemény típusától függően, másrészt attól függetlenül a fajra jellemző módon egyenes vagy görbült, és utóbbi esetben a gyököcske a sziklevelekhez különbözőképpen hajlik.

A csíra a magfehérje nélküli magvakban az egyetlen sejtréteggé redukált perispermiumig vagy a maghéjig kitölti a mag belső terét, egyébként a belső magfehérjébe ágyazva – akár egyenes, akár görbült tengellyel – mindig úgy helyezkedik el, hogy a gyököcske csúcsa a magkezdemény mikropiléjének irányában van.

A *csíra szöveti szerkezetét* osztódásra kész, nagy sejtmagvú merisztematikus sejtek jellemzik. A csíra legkülső sejtsora, a protoderma a bőrszövetet alakítja ki. Beljebb általában kötegekben láthatók a prokambium sejtjei, amelyekből a szállító szövet-rendszer létrejön. A csíra többi részét kitöltő alap-merisztémából képződik az alapszövet a csírázás folyamán.

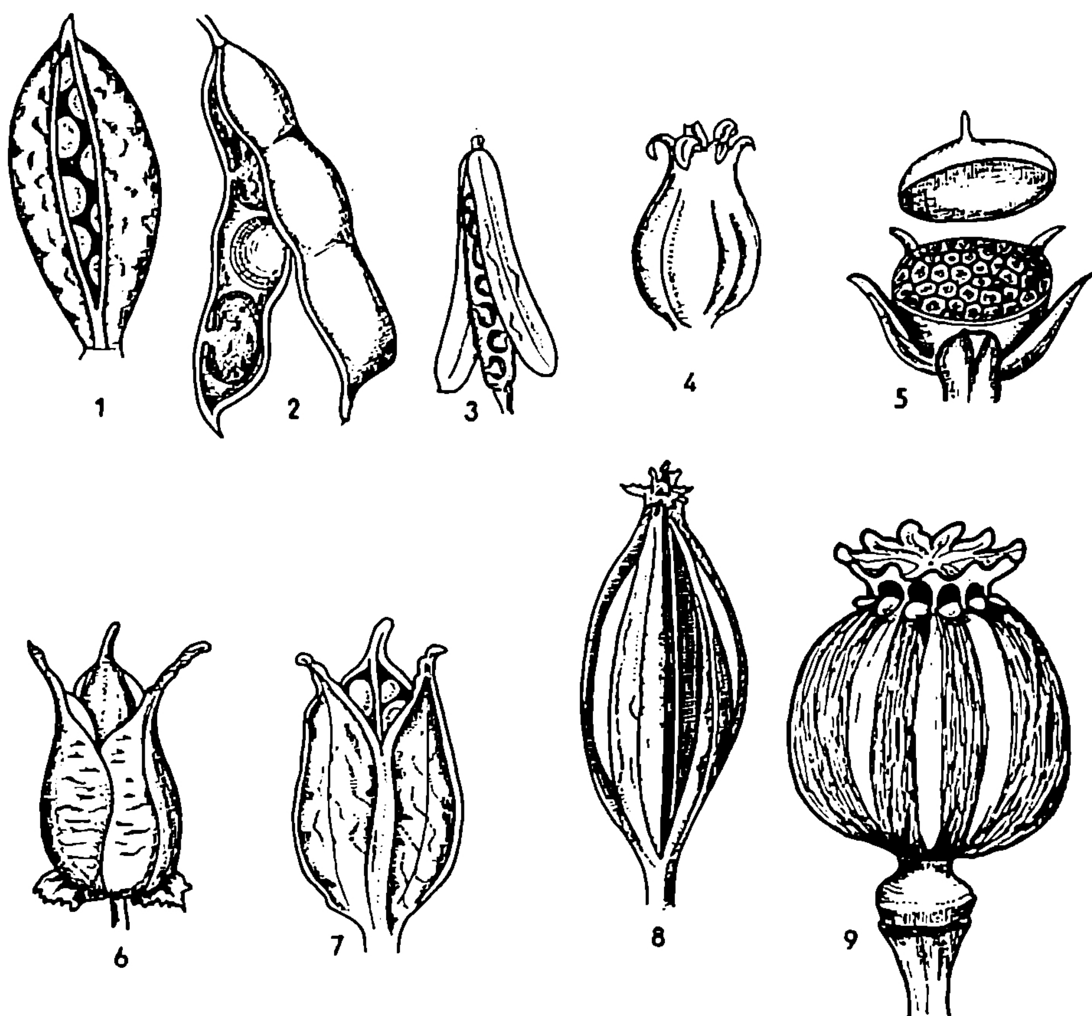
A TERMÉS ALAKTANA ÉS MŰKÖDÉSE

A termés alaktanilag az érett magvakat tartalmazó, differenciálódott termőnek vagy a termő egy részének, a magháznak felel meg. Gyakran a termőn kívül más virágrészek is együtt maradnak, és mintegy részt vesznek a termés felépítésében. Ezért – hűen az előbbi meghatározáshoz – *áltermés*ről; vagy ha egy virág több termője marad együtt, és velük pl. a virág tengelye a vacok is: *terméscsoport*ról; míg ha több virág termései közös virágzati tengellyel maradnak együtt egységes szervként: *terméságazat*ról kell beszélnünk.

Az érett termések alaki sajátságai a növényvilágban nagy változatosságot mutatnak. Aszerint, hogy a magház (termő) falából, vagy alsó állású termőtáj esetében a magházból és vacokból szerveződő termésfal teljes egészében száraz, törékeny esetleg kemény, vagy legalább részben leves, puha – megkülönböztetünk *száraz és húsos termések*et. A száraz termések lehetnek felnyílók, részekre hasadók és zártak, ami azt jelenti, hogy természetes körülmények között éréskor többnyire erőszakos külső behatás nélkül kiszórják a magvakat, széthasadnak a magvakat külön-külön burkoló részekre, vagy bennük a rendszerint egyetlen maggal együtt szakadnak le és terjednek.

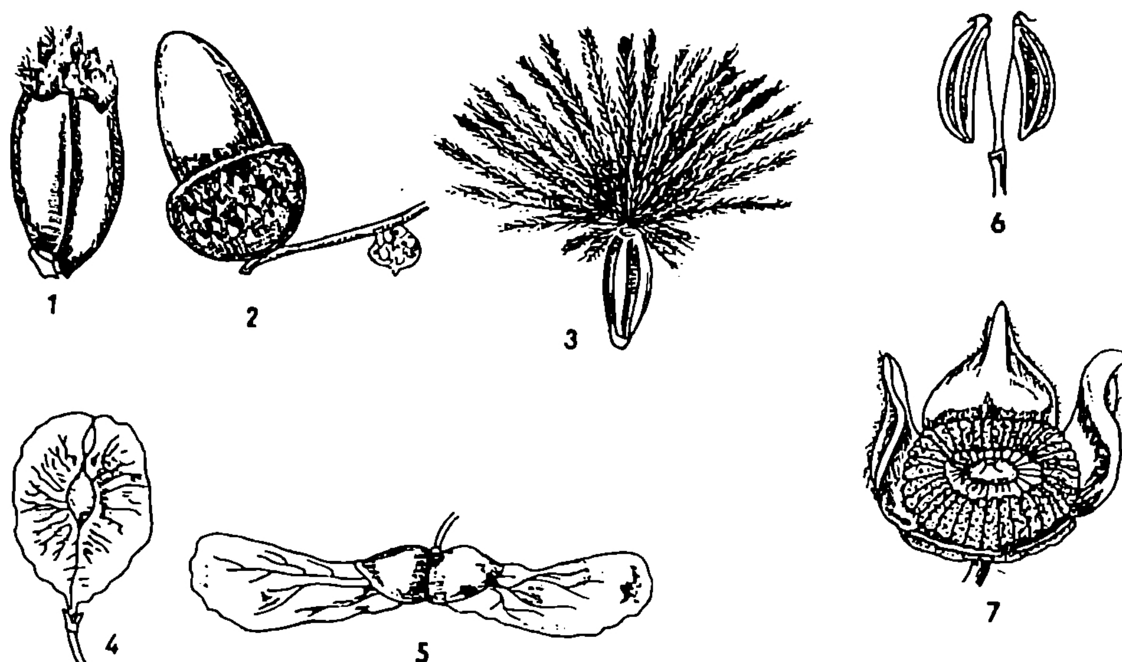
A *száraz felnyíló termések:* a *tüsző* (pl. szarkaláb, pünkösdi rózsa, liliomfa); a *hüvely* (pl. bab, akác stb.); a *becő* (pl. mustár, repce, retek, vadretek); a *becőke* (pl. pásztortáska, daravirág, ternye). Mellettük a *toktermések* igen sokfélék lehetnek: két vagy több termőlevélből, felső vagy alsó állású magházból képződő egy vagy több üregű termések. Felnyílásuk módja változatos: a termőlevelek összenövési varrata vagy főere, vagy mindkettő mentén kopácsokkal felülről lefelé kovad, vagyis felhasad (pl. maszlag, tulipán, nőszirom, gyapot stb.); csak az oldalán hasad fel (a legtöbb kosborfélének a tokja); kupakkal nyílik (beléndek); fogazott peremmel nyílik ki (kankalin); vagy lyukak keletkeznek rajta (mák, oroszlánszáj; 166. ábra).

A *száraz, zárt termések:* a *szemtermés*, amely egy termőlevélből felső állású magházból alakult, és a termésfal szorosan összenőtt a maghéjjal (pl. pázsitfűfélék); a *makk*, amely



166. ábra. Száraz felnyíló termések: 1. *Paeonia officinalis* (pünkösdi rózsa) tüszőtermése; 2. *Phaseolus* (veteménybab) hüvelytermése; 3. *Brassica* (repce) becőtermése; 4. *Caryophyllaceae*-(szegfűféle) fogakkal nyíló tokja: 6. *Hypericum* (orbáncfű) válaszfalak mentén nyíló tokja: 7. *Iris* (nőszirom) összenövések mentén nyíló tokja; 8. *Orchis* (kosbor) válaszfalakkal és összenövések mentén is nyíló tokja; 5. *Anagallis* (tikszem) kupakkal nyíló tokja; 9. *Papaver* (mák) lyukakkal nyíló tokja

több termőlevélből felső vagy alsó állású magházból keletkező egymagvú termés. A termésfal nem nő össze a maghéjjal, és gyakran fellevelekből álló kupacs veszi körül (mogyoró, bükk, szelídgesztenye, tölgymakk). Az *aszmag* szabad termőtájból fejlődik, és csoportosan fordul elő (pl. hérics, boglárka). A szamócának is aszmagterméscsoportja van egy húsosan megnőtt vacokon (áltermés). Mindig alsó állású, többnyire két termőlevelű magházból fejlődik a *kaszattermés*. A termésfal és a maghéj nem nőtt össze (pl. fészkesvirágzatúak mácsonya, macskagyökérfélék). Makktermésből vezethető le a *lependéktermés*, amely ellaposodó repítőkészülékké szélesedett (szilfa, kőrisfa, bálványfa stb.). A hasadó termések ugyancsak a fenti zárt típusok valamelyikével hozhatók összefüggésbe: pl. az *ikeraszatra* (pl. ernyősök), és az *ikerlependékre* (pl. juharfa) ugyanaz vonatkoztatható, mint a kaszatra és a lependékre, azzal a különbséggel, hogy éréskor két 1–1 magvú részre hasadnak. Rendszerint 4 *makkocskára* hasad az érdeslevelűek és ajakosak 2 termőlevelű, felső állású termőből fejlődő termése. Ehhez hasonlóan több egymagvú termésre esik szét a mályvafélék több termőlevélből szerveződő *papsajttermése* (pl. mályva, mályvarózsa), valamint a gólyaorrfélék, a farkasalmafélék termése (167. ábra).

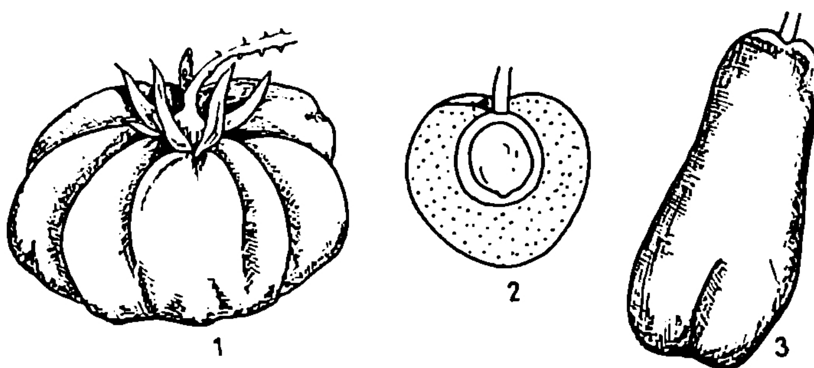


167. ábra. Száraz zárt termések: 1. szem (búza); 2. makk (tölgy); 3. bóbitás kaszat (bogáncs); 4. ikerkaszat (kömény); 5. lependék (szil); 6. ikerlependék (juhar); 7. papsajt (mályva)

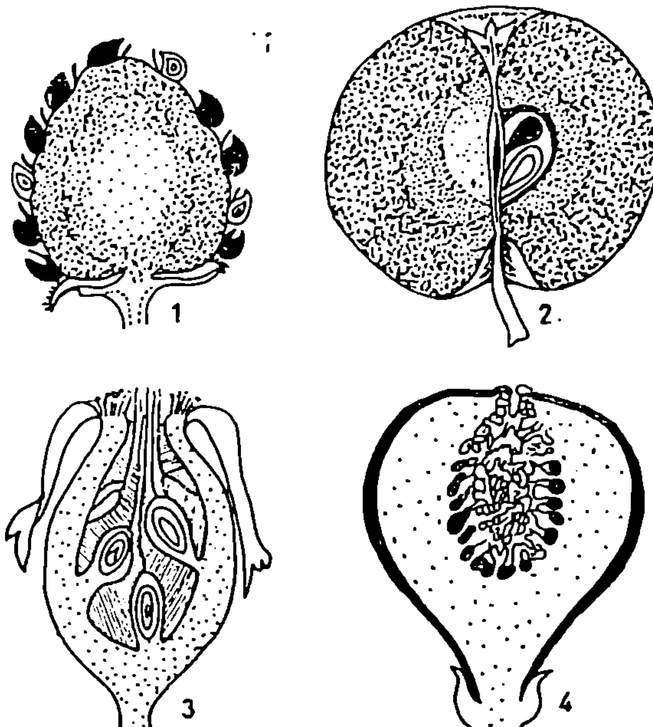
A *húsos termések* közül a *bogyó* bőrnemű külső terméshéján belül a belső szövet húsos és ebbe vannak beágyazódva a magvak, akár alsó állású (ribizke, egres, lonc, tök), akár felső állású (szőlő, paradicsom) magházból keletkezett (168. ábra).

A *csonthéjas termés* külső rétege bőrnemű, középső rétege húsos, a belső rétege csontkemény, amely a magot vagy a magvakat védi. Felső állású, egy termőlevelű a szilvafélék termése, alsó állású és két termőlevélből alakul a som termése. A csonthéj az utóbbi esetben két magot tartalmaz. A *csonthéjas* bogyóban a több magot külön-külön burkolja a belső termésfal egy-egy része (áfonya, kutyabenge). A *kabaktermés* jellemzője, hogy alsó állású 2–3 részes magházból fejlődik 2 vagy sok maggal (tökfélék). A narancs több termőlevélből szerveződött felső állású termésében a belső termésfal több szakaszra osztja a magház üregét, amelyet megvastagodott húsos szőrök töltenek ki. A szabad termőtájból alakult terméscsoportok közül ismeretes a málna csonthéjas terméscsoportja, a szamóca és a rózsa aszmag-csoportja. A két utóbbi esetben a vacok különleges kúpos és kehely alakban való kifejlődése miatt áltermésről, pontosabban *szamóca-* és *csipkebogyó*termésről beszélünk. Hasonló az *almatermés* is, amely lényegében *tüsző-* vagy *aszmagterméscsoport* a termés húsos szövetébe ágyazva (alma, körte, galagonya). A terméssel együtt maradnak sok pázsitfűfélének a toklászai, vagyis a fellevelei. A köles, muhar, zab esetében a toklászok dobozszerűen záródnak, míg az árpa toklászai összenőttek a szemtermés falával. Több virágból vagy egész virágzatból jönnek létre a terméságazatok; egyesek szintén áltermésnek tekintendők, így pl. az eperfa *epertermése* egy füzérvirágzatból keletkezik, amelyen az egyes virágok lepellevelei húsosak, és körülfogják a száraz makkterméseket. A *fügetermésben* a virágzati tengely húsosodott meg, és öblében a virágonként egyes makktermések tömege található (169. ábra). Száraz terméságazat a *gomoly*, amely egy kettős bog három virágából fejlődő makkterméseket tartalmazza az elfásodott lepellevelekkel együtt (répa).

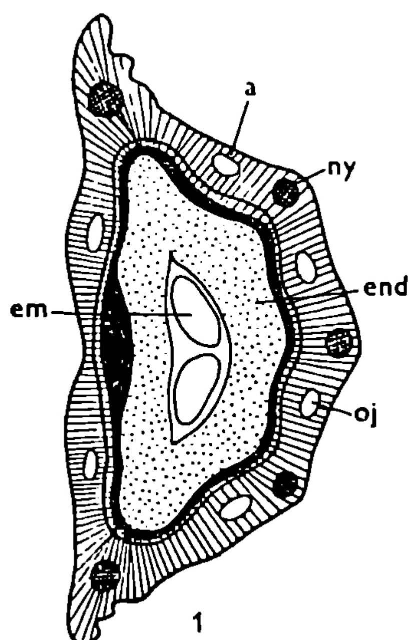
A termések változatossága kisebb mértékben a szöveti szerkezetükben is megnyilvá-

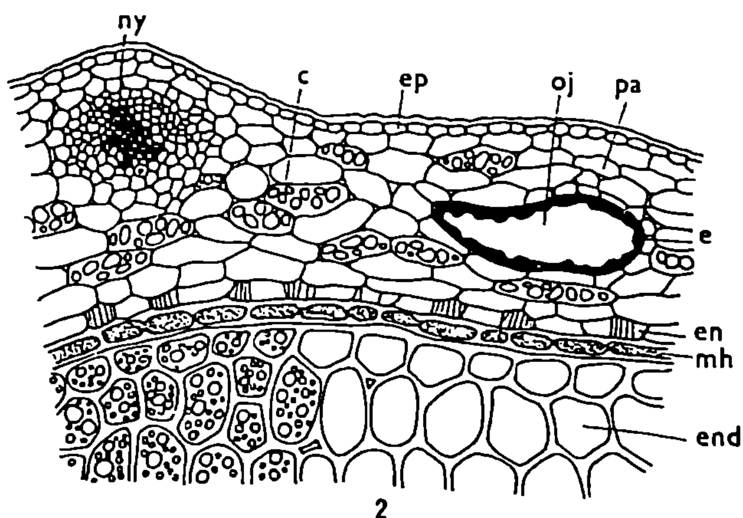


168. ábra. Húsos termések:
1. bogyó (paradicsom);
2. csonthéjas (cseresznye);
3. kabak (tök)



169. ábra. Áltermés-típusok:
1. szamóca; 2. alma;
3. csipkebogyó; 4. füge





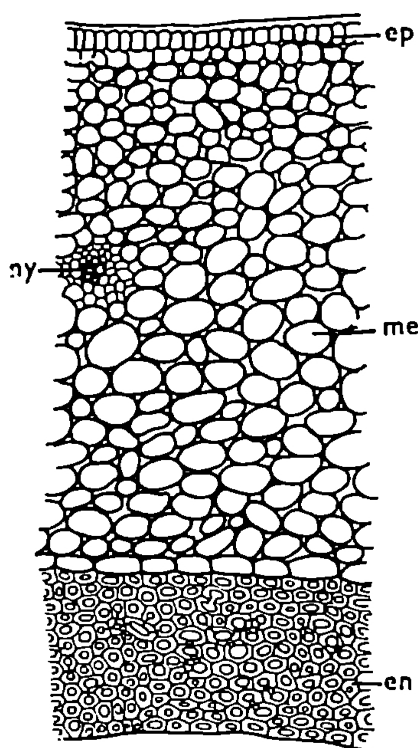
170. ábra. **Édeskömény résztermés: 1. vázlatos keresztmetszet, 2. erős nagyítással; a – termésfal; em – embrió; ny – szállítónyaláb; end – endospermium; oj – olajjárat; c – hálózatos vastagodású sejtek; ep – epidermisz; pa – parenchima; en – endokarpium; mh – maghéj; e – epitél**

nul. Egyes növények termésfala *(perikarpiuma)* egyszerű felépítésű, a húsos termésfalúaké azonban három rétegű: exo-, mezo- és endokarpiumból áll.

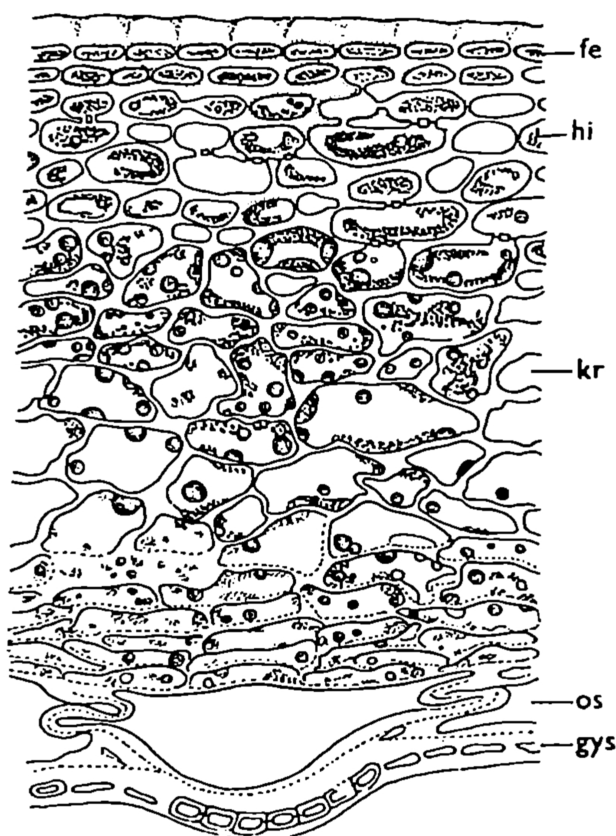
Az *exokarpium* rendszerint egy-sejtsoros, az epidermisz jellegzetességeit mutatja. Kutikula, viaszréteg, szőrképletek, sztómák fordulhatnak elő rajta.

A *mezokarpium* a húsos termésekben éréskor lédússá válik, míg a száraz termésekben nedvességet veszít, de a szöveti szerkezetben nincsen lényeges különbség. Többnyire parenchimatikus sejtekből áll, benne szállítónyalábok, valamint fajokra jellemzően tejedények (mák), illóolaj-járatok (édeskömény; 170. ábra), kősejtek (tölgymakk), festék (paprika), és kristálytartalmú sejtek találhatók. Külön említést érdemel a mezokarpium legbelső rétegének és az endokarpiumnak az elfásodása, amiből a csonthéjas termések kemény burka, a *csontár* jön létre (pl. szilva, mandula, barack). A magot védő csonthéj tehát a termésfal legbelső rétegeiből alakul.

Az *endokarpium* – a termésfal legbelső rétege – rendszerint egy-sejtrétegű, gyakran jelentéktelen, máskor viszont szklerenchimatikussá válhat (csonthéjasok; 171. ábra). A paprika mezokarpiumának legbelső sejtsorát jellegzetes óriássejtek alkotják, endokarpiumát pedig gödörkés vastagodású „gyöngysor-sejtek" alkotják az óriássejtek szomszédságában (172. ábra).



171. ábra. Cseresznye termésfalának szöveti szerkezete: ep – epidermisz; ny – nyaláb; me – mezokarpium; en – endokarpium



172. ábra. Capsicum annuum (paprika) termésfalának keresztmetszete: fe – felső epidermisz; hi – hipodermisz; kr – középső réteg; os – óriássejtek; gys – gyöngyfüzérsejtek

A TERMÉS ÉS A MAG TERJEDÉSÉNEK ALAKTANI FELTÉTELEI

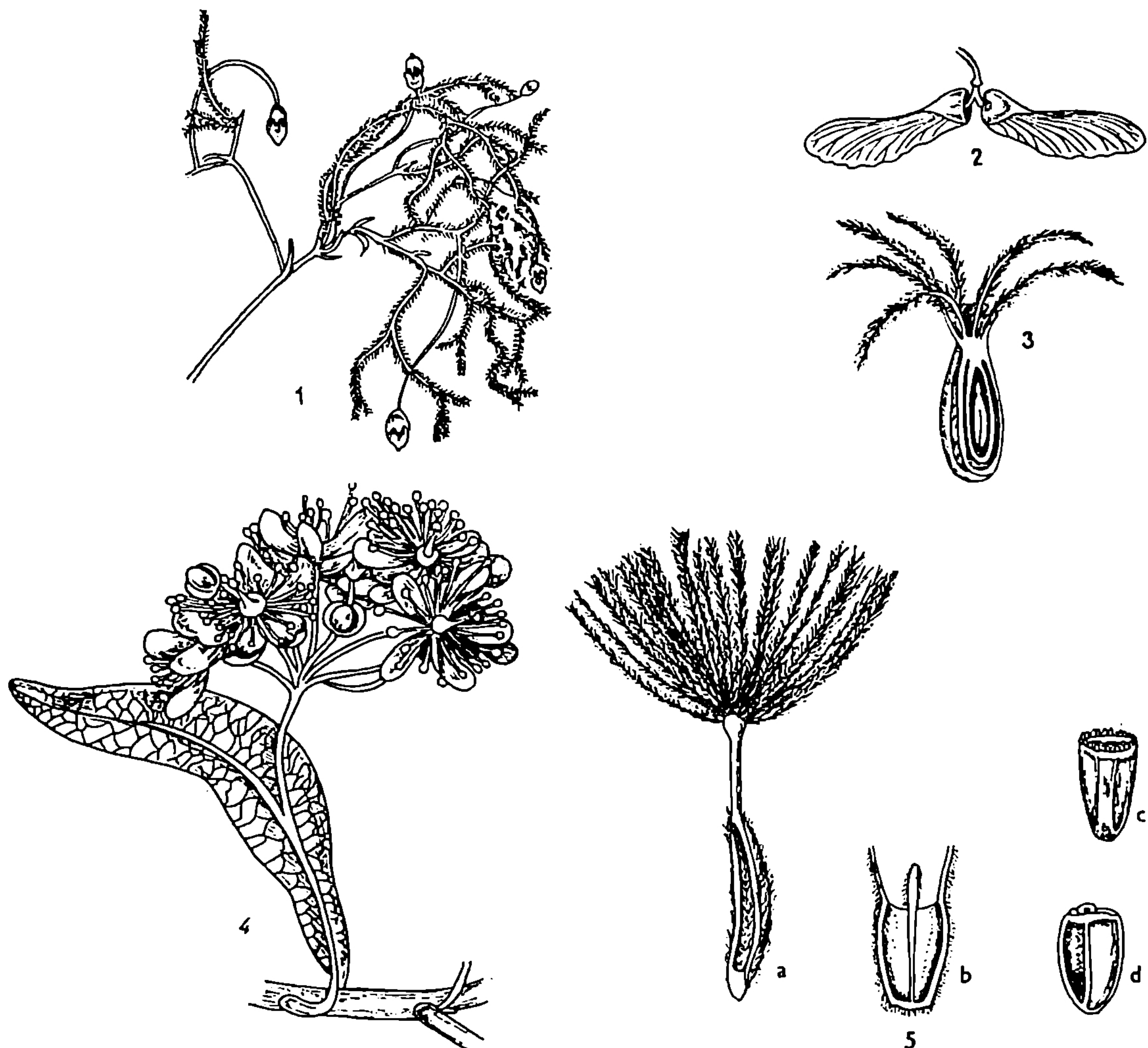
A termések alaktani rendszerezésén kívül a nagy formagazdagság érdemel részletesebb leírást. A különböző alakokban az elterjesztés feltételeihez való alkalmazkodás jeleit kell felismernünk. Ezzel összefüggésben beszélhetünk a termések működéséről, vagyis arról, hogy milyen módon biztosítják a faj elterjedését.

A magvak szétszóródását gyakran *maga a növény biztosítja* azáltal, hogy a magasról lepottyanó mag vagy termés rugalmasan tovapattan vagy elgurul (pl. tölgy, vadgesztenye). A termést a növény a földbe juttatja (pl. cimbalária, földimogyoró), vagy a zártan öntermékenyülő virág közvetlenül belenő a földbe (pl. kaszanyüg, bükköny kora tavaszi, avagy egyes ibolya fajok nyár eleji, színtelen virágai). A termés felnyíláskor vagy kiszáradás közben gyakran *messze hajítja* a magvakat. Ez jellemző a csavarodva felnyíló hüvelytermésekre (pl. bükköny, szarvaskerep, zanót stb.); a hirtelen kiforduló tokra (pl. nebáncsvirág); a becőre (pl. kakukktorma), a kutyatej fajok és a szélfű száradásakor szétpattanó toktermésére; a gólyaorrtermés lehasadó részleteire (pl. muskátli, gémorr stb.); és az ibolya, árvácska stb. felnyílás után összeszáradó toktermésére, amelyből szabályos sorrendben sokszor 2–3 méterre pattannak el a magvak. Az erősen felduzzadt húsos szövet nyomása lövelli szét a magvakat a magrugó kabaktermésébő1, vagy a magvak külső, felduzzadt sejtrétege leválik és a belső, keményebb réteggel határolt magvakat több atmoszféra nyomással lövelli ki a toktermés hosszanti repedésein pl. a madársóska esetében.

Higroszkópos jelenségek, vagyis a levegő páratartalmának változásai következtében keletkező szövettérfogat-változásokat rendszerint az egy irányban hajló vagy fűrészes szélű szőrök, csésze- vagy fellevelek egyirányú helyváltoztatássá alakítják át, és így a lehullott termések valóságos csúszó, csavarodó, sőt ugráló mozgásra képesek. Sok csészelevelekből módosult sertekoszorúval ellátott kaszattermés (pl. búzavirág), szálkás kalászka (pl. zab, egérárpa), csészével együtt lehulló hüvely (pl. herefélék) vándorol így a talaj felszínén. Egyes esetekben a spirális szőrökből álló csavarmenet-berendezés és a higroszkóposan összecsavarodó, majd kiegyenesedő toklász-szálka (pl. árvalányhaj) vagy termésorr (pl. gólyaorr) egyúttal a kalászka – azaz résztermés – talajba vagy állatok gyapjába való fúródását eredményezi.

Más külső erők is részt vehetnek a termések és magvak elterjesztésében, ezért sok növény ezekhez alkalmazkodott. Például a fásodott, rugalmas virág vagy virágzati tengely *érintésre* íjként megfeszül, majd visszapattan eredeti helyzetébe, közben a csészecső öblében messzire lövelli makkocskáit (ajakosok), vagy a fogakkal felnyíló, merev kocsányú toktermé-seiből magvait (szegfű és kankalinfélék). Az *állatok* – emlősök, madarak – által való aktív elhurcolásra alkalmasak az ízletes, feltűnő húsos termések és áltermések, amelyekben a magvak héja az emésztőnedveknek is ellenáll, esetleg nyálkás burokban kerüli el a roncsolódást (pl. csonthéjas termések, bogyók, de többek közt a paradicsom nyálkás burkú magvaira is utalunk). Vannak olyan növények, amelyeket kifejezetten a *hangyák* terjesztenek.

Külön kategóriába sorolhatók azok az esetek, amikor *az állatok passzív közreműködése* terjeszti a terméseket vagy magvakat. Ezek a termések rendszerint horgas, szigonyos függelékűek, vagy ragadós váladék segítségével a mozgó állatokra vagy éppen az ember ruhájára akaszkodnak, vagy tapadnak. Kapaszkodó szervek a virágok horgas murvái (pl. a bojtorjánon), a módosult szigony-szőrös csészelevelek a koldustetű kaszattermésén, a horgas függelékek és szőrök a ragadós galaj, számos ernyős (pl. sárgarépa), az apróbojtorján, vetési boglárka, ebnyelvűfű stb. termésein. A bibe alakul át horgas kapaszkodó-



173. ábra. Repítőkészülékes termések: 1. *Cotinus* (cserszömörce) terméses ága tollas kocsányokkal; 4. *Tilia* (hárs) virágzata repítő murvalevéllel; 2. *Acer* (juhar) ikerlependék; 3. *Valeriana* (macskagyökér) termésének hosszmetszete repítőkészülékkel; 5. kaszattermések : a – *Tragopogon* (bakszakáll) termése; b – *Bidens* (farkasfog) termése; c – *Cichorium* (katáng) termése; d – *Helianthus* (napraforgó) termése különböző nagyításban

szervvé a gyömbérgyökér aszmagjain. Sok növény maghéjának felületén nedvesség hatására tapadós nyálkaburok keletkezik (pl. len, gomborka és sok más keresztesvirágú).

A *víz* gyakran terjeszti a terméseket és magvakat. Sok esetben a termés üregében, vagy éppen a magban – pl. a csíra két homorú sziklevele között – levő levegő, gyakran a terméshéjban vagy a maghéjban külön levegőtartó szövetek teszik lehetővé e szerveknek a víz színén való sodródását. Vízinövényeink nagy részének ily módon terjed a termése vagy magva (sásfélék, káka, nyílfű, mocsári nőszirom, lórom, tündérrózsa stb.). A víz fenekén csírázó fajok magvai vagy termései egy idő múlva a fenékre süllyednek (tündérrózsa,

hínárok stb.), egyébként a partra vetve csíráznak ki. Külön meg kell említenünk a meleg tengerek szigetein honos kókuszpálmát, amelynek nagy, laza középső és csontkemény belső termésfal által körülvett magvait a tengeráramlatok sodorják és telepítik meg az új szigeteken. Az eső mint a mag terjedésének eszköze működik pl. néhány mocsári *Veronica* és keresztesvirágú faj esetében. Ezeknek a tok- vagy becő termései a legtöbb rokon fajétól eltérően száraz időben összecsukódnak, s csak nedves időben terpednek szét, úgyhogy az eső kimossa a magvakat.

A *levegő áramlásá*val terjednek az apró vagy repítőkészülékekkel ellátott magvak és termések. A kosborfélék és a szádorgó 0,000002–0,000008 g súlyú magvait porként hordja a szél. Némelyik kosbor fajnak még a hólyagszerű maghéja is növeli a mag lebegőképességét. A valamivel nagyobb magvak felületének léces, recés kialakulása elősegíti a széllel való sodródást (pl. mák, mécsvirág, oroszlánszáj). Hozzájárul ehhez még, hogy a toktermések merev száron, száraz időben nyílnak, s a szél által lengésbe jövő kóró csúcsán a tokokból ívben repülnek ki a magvak, és pl. a lukacsos máktokból – egyes megfigyelések szerint – 15 m-re is eljutnak. A magvak repítőszőrei jellemzők a nyárfa, fűzfa, füzike, selyemkóró esetében; szárnyas függelékei vagy lemezes kialakulása a szegfű, liliom, holdviola stb. esetében. Még sokkal változatosabb a termések repítőberendezése (173. ábra). A hólyagszerűen felfújt hüvelytermés (dudafürt), a felfújt csészecső (zörgőhere, eperhere stb.), a kaszattermés hólyagos bordái (egyes ernyősök), vagy a szomszédos levegővel telt termésüregek (galambhegy saláta) egyúttal csökkentik a termés fajsúlyát. Jellemzők a szárnyszerű termésfüggelékek a nyírfa, égerfa, makkocskáin. Pörgettyűként lassítja esését a kőris, bálványfa lependék, és a juharok ikerlependék termése. A virágok lepellevelei veszik át ezt a szerepet a keserűfű és a lórom makkocskáin, a murvalevelek a gyertyán makkocskája alatt. A hárs termáságazatának jellegzetes pörgettyűként működő fellevele van. Ejtőernyőhöz hasonló a szerepe a szőrszerűen módosult csészének a kaszattermés csúcsán (pl. gyermekláncfű). A bibeszál erőteljesen kifejlődött, és tollas repítőkészülékké módosult pl. az iszalag és kökörcsin esetében; hasonló kialakulású az árványlányhaj hosszú tollas szálkája, amely a szemtermést burkoló toklász függeléke. Az egész buga letörik, és elsodródik a hajszálágú köles és más füvek termésével. A cserszömörce bugavirágzatában egy termékeny virág mellett több meddő, csökevényes virág fejlődik, amelynek kocsánya hosszúra nő és tollasan szőrös. A termések érésekor az egész virágzat (termáságazat) letörik.

Olykor az egész növény a föld szintjén letörik éréskor, s gömb alakú ágrendszere lehetővé teszi, hogy a szél tovagörgesse, miközben terméseit vagy magvait elszórja (a boszorkánykerék vagy ballagófű, mezei iringó, pemetefű, fürtös repcsény és néhány behurcolt disznóparéj faj).

A növényfajok nagy részében a specializálódás nem oly nagymértékű és nem egyoldalú, ezért nem mindig nyilvánvaló, hogy valamely mag vagy termés a terjedésnek milyen feltételeihez alkalmazkodott. Többféle magyarázat valószínűségével gyakran találkozunk az élők világában.

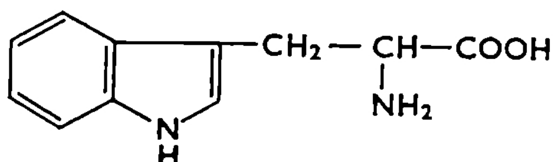
A HISZTO- ÉS MORFOGENEZIS BIOKÉMIAI VONATKOZÁSAI

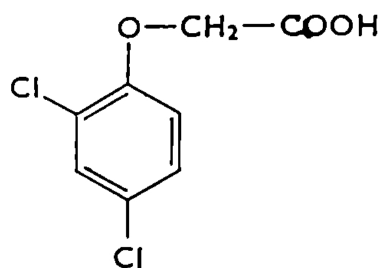
A fehérje-szintézis modelljének *Watson–Crick*-féle elmélete alapján ma már nagyon valószínű, hogy a bioszintézisek alapja a nukleinsav replikálódása, aminek első mozzanata a purin-pirimidin bázispár keletkezése. A molekuláris genetika modern tényanyaga folytán ismertté vált, hogy a nukleinsavak szintézisének szabályozásában kell keresni a hormonok hatásmechanizmusát, ugyanúgy mint a gének akcióját. *Osborne* (1965), *Zeewart* (1966) és *van Overbeek* (1966) összefoglaló tanulmányában ugyancsak kifejezésre jut, hogy a növényi sejtosztódást, sejt- és szövetdifferenciálódást, valamint szervfejlődést szabályozó hormonok hatásmechanizmusát közvetlenül vissza lehet vezetni a nukleinsav-szintézis szabályozására. Nagyszámú kísérlet bizonyította, hogy a szövet- és szervdifferenciálódást szabályozó hormonok elsődleges befolyása a dezoxiribonukleinsav kettős spirált stabilizáló poliargininpolilizin molekuláris hártyák lebomlásával kezdődik, amit csak később követ a dezoxiribonukleinsav aktualizált kódja által szabályozott messzendzser ribonukleinsav-szintézis. A nukleinsav- és a fehérjeszintézis szintjén lezajló hormonszabályozó mechanizmusnak ma már több részletkérdése ismeretes a növények növekedési és fejlődési folyamataiban. De a nukleinsav-szabályozás biokémiai mechanizmusa – számos együtt- és ellentétesen ható tényező kölcsönhatásában – csak jelenleg válik kísérletileg tanulmányozhatóvá.

A SZERVFEJLŐDÉST SZABÁLYOZÓ HORMONOK

A növényi sejtosztódást, sejt- és szövetdifferenciálódást, valamint szervfejlődést szabályozó hormonokat a legújabb kísérleti eredmények alapján négy eltérő csoportba lehet sorolni:

1. A természetes *auxin* kémiailag béta-indolilecetsav vagy röviden: indolecetsav. Bioszintézise szorosan kapcsolódik a triptofán anyagcseréjéhez, amiből több lépésben keletkezik. Az intermedier átalakulási termékek és maga a triptofán is rendelkezik valamelyes hormon-aktivitással. Növekedést szabályozó szintetikus hormonnak lehet tekinteni a 2,4-

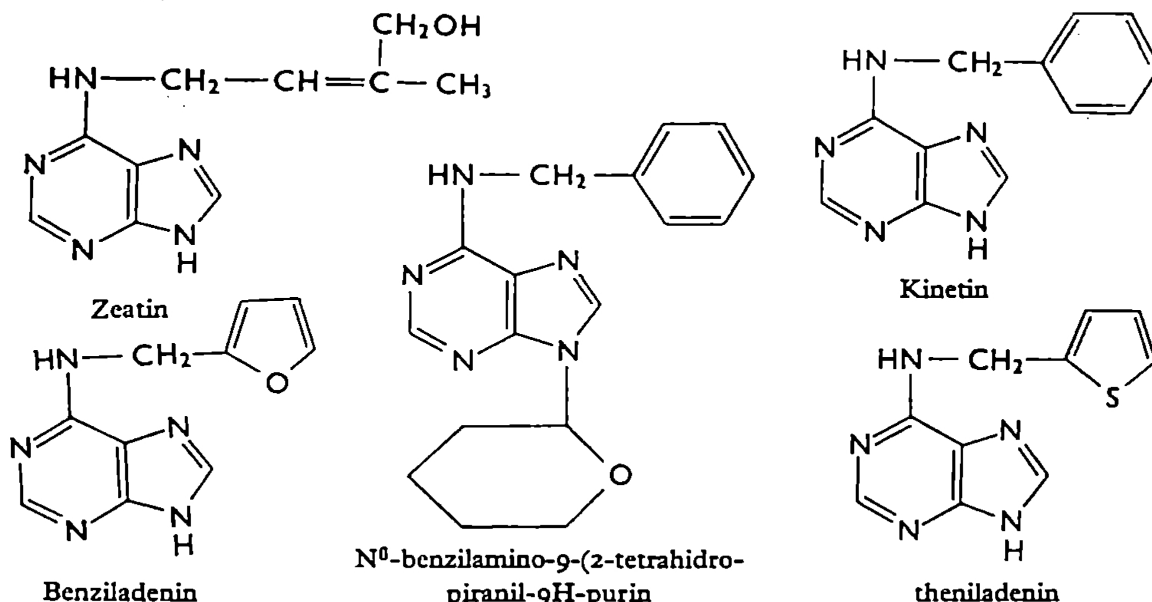




Indolecetsav (IES; auxin) 2,4-diklórfenoxiecetsav (2,4-D)

–D-t (2,4-diklórfenoxiecetsavat), ami ugyan nem fordul elő élő szervezetekben, de szövettenyészetekben és egyéb biológiai tesztekben nagyon intenzív szabályozó befolyást fejt ki. A két vegyülettípus kémiai szerkezete nagyon eltérő, amint az a mellékelt képletekből is kitűnik, azonban a két vegyület térbeli szerkezete nagyon hasonló, ami megmagyarázza a megközelítőleg azonos biokémiai hatásmechanizmusukat.

2. A növényi sejtek osztódását a természetes és szintetikus *citokinin*ek hormon jellegű



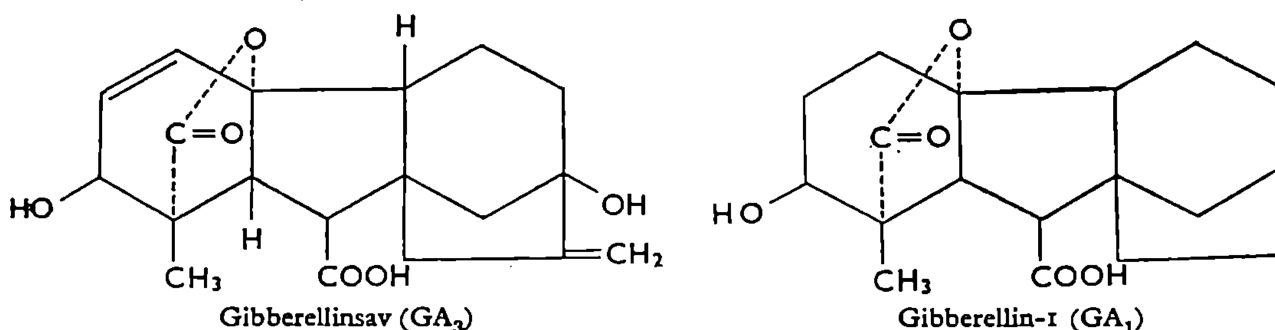
Zeatin Kinetin

Benziladenin N^6-benzilamino-9-(2-tetrahidro-piranil-9H-purin theniladenin

mechanizmussal serkentik. Az idevágó szerkezeti képletek alapján látható, hogy az ismeretes első természetes citokinin éppúgy, mint a szintetikus többi citokinin – *purin származék*. A citokininek a sejtosztódás serkentésén kívül sejt- és szövetdifferenciálódási, valamint szervfejlődési folyamatok szabályozásában is szerepet játszanak, amint azt a későbbiekben részletesebben elemezni fogjuk. Nagyon érdekes, hogy a purin típusú citokininek mellett számos *karbamid származék*ról is bebizonyosodott, hogy hormonszerű aktivitással serkenti a növényi szövetek osztódását. A sejtmag- és a sejtosztódás serkentése elsősorban a nukleinsavak szintézisének fokozódásában jelentkezik, aminek közvetlen következménye a sejtmagosztódások gyakoriságának serkentése. *Skoog* és munkatársainak (1965) klasszikus meghatározása szerint azokat a vegyületeket lehet citokinineknek tekinteni, amelyek serkentik a dohány-bélszövetek sejtosztódását szövetkultúrákban. Valószínűleg ez a definíció a későbbiekben korrekcióra szorul, mert egyrészt a különböző növénycsaládok eltérő nemzetségeiben és fajaiban a szöveti osztódások indukciójában különbségeket lehet feltételezni citokinin-aktivitás tekintetében, másrészt a sejtmagosztódás biológiai folyamat, amelynek biokémiai alapját a nukleinsavszintézis intenzitása jobban és specifikusabban jel-

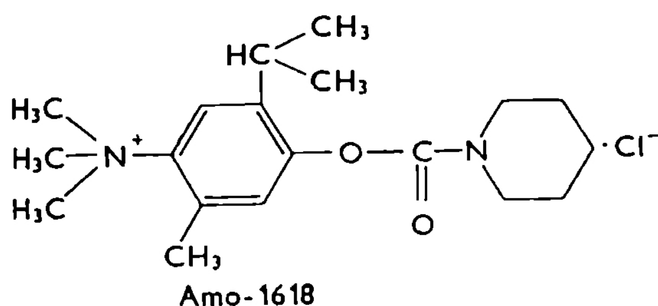
lemzi. A szintetikus és természetes citokininek aktivitását újabb tanulmányainkban (1967 a, b) már nukleinsav-szintézissel igyekeztünk jellemezni, de a valószínű közvetlen korrelációt a nukleinsav-szintézis és a mitózis-gyakoriság között ez ideig kísérletileg még nem bizonyítottuk. Az egy- és a kétszikű növények szerveinek fejlődésében ható citokininek hatásának biokémiai összehasonlítása ilyen módon közvetlenül végrehajtható.

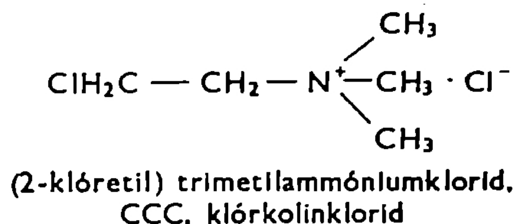
3. A növényi szövetek növekedésében feltűnő serkentést vált ki a *gibberellinsav*, illetőleg általában a *gibberellinek*. Hatásuk mechanizmusának részletei ma még kevéssé ismeretesek, de az auxin- és citokinin-kölcsönhatáson kívül *Gomberg* és munkatársai (1966) kísérletileg bizonyították, hogy a gibberellin-kezelés után közvetlenül, még az induktív periódus előtt jelentékenyen fokozódik az a merisztémás szövetekben a dezoxiribonukleinsav és a ribonukleinsav frakciók szintje. A differenciálódás későbbi szakaszában a nagyobb nukleinsav-tartalomnak a növekedés nagyobb intenzitása felel meg, az induktív fázis realizálódása alatt.

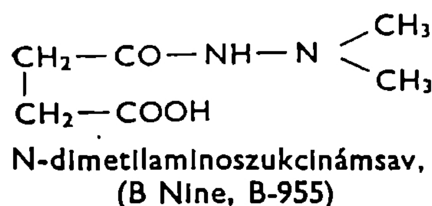


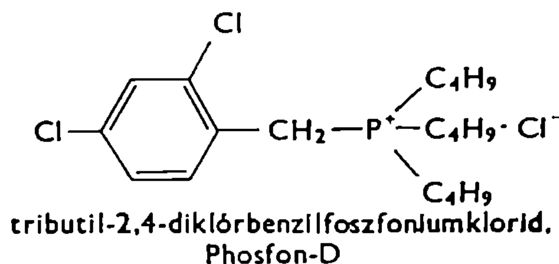
Gibberellinsav (GA_3) Gibberellin-1 (GA_1)

4. A növekedést nagy hatékonysággal befolyásoló tényezők között az utóbbi években egyre jelentékenyebb szerepet tulajdoníthatunk a *növekedést visszatartó faktoroknak (growth retardants)*. A mellékelten bemutatott Amo—1618, CCC, B Nine és Phosfon—D kémiai szerkezete és térbeli konfigurációja ugyan nagyon eltérő, és általánosításra igen kevés a lehetőség, azonban annyit ki lehet emelni, hogy mindegyik vegyületben előfordul az ötvegyértékű nitrogén. Ezek a vegyületek szintetikus vegyületek és a természetben előforduló megfelelő származékaik, illetőleg az ezekkel azonosan ható, eltérő szerkezetű megfelelőik ma még nem ismeretesek. A biológiai szervezetekből elkülönített, a növekedést és fejlődést gátló nagyszámú, azonosított és azonosítatlan szerkezetű vegyület biológiai és biokémiai hatása általában nem tekinthető antigibberillin, illetőleg antiauxin jellegűnek. A B Nine vegyület biológiai hatása megközelíti a CCC által kiváltott hatást, s a gyakorlatban való elterjedését feltehetőleg fokozni fogja az a körülmény, hogy nem tartalmaz szerves kötésben klórt. Valószínűleg a növekedést visszatartó, illetőleg a fejlődést szabályozó vegyületek fontos csoportját fogják alkotni a *nukleinsav-bázis származékok és analógok*, amelyek egy része jellegzetesen és kiemelkedően nagy aktivitással gátol fejlődéstani folyamatokat. A bázis-analógok, illetőleg a bázis származékok jellegzetes hatása mindenképpen nukleinsav-szintézis szabályozáson keresztül érvényesül, mégpedig valószínűleg két eltérő típusú mechanizmuson keresztül. Az egyik típusnak az tekinthető, hogy a bázis-analóg beépül a nukleinsavba és annak további lemásolását lehetetlenné teszi, aminek következtében a megfelelő fejlődéstani folyamat elmarad. A másik típusra *Letham* és *Ralph* (1967) írt le megfelelő mechanizmust, amely szerint a magasabbrendű növényi szövetekből izolált, oldódó ribonukleinsav-frakció lehidrolizált bázisai jellegzetesen nagy citokinin-aktivításúak. Ezek szerint a bázis-analógok az oldódó ribonukleinsav-frakcióban sokkal nagyobb arányban fordulnak elő, mint az oldhatatlanban, s így nem a nukleinsav-szintézist befolyásolják, hanem valószínűleg a polipeptid-szintézist, s ezen keresztül a fehérjék szerkezetét. Nagyon jellegzetes a bázis-analógok hatása a virágindukciós folyamatok gátlásában.









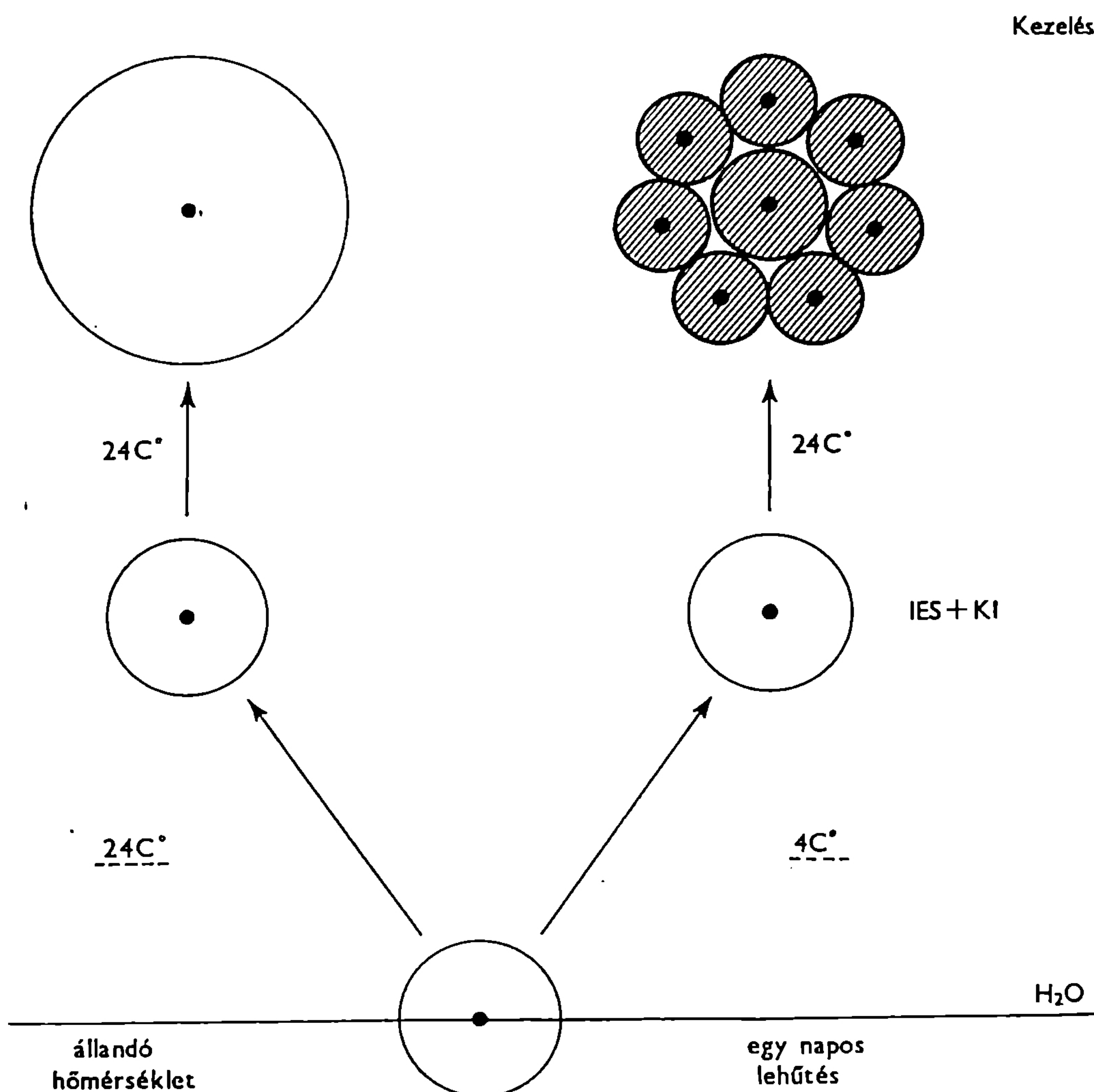
A SEJTOSZTÓDÁS INDUKCIÓJA

A mitózis-gyakorisággal jellemezhető sejtosztódási intenzitást jellegzetesen nagy hatásfokkal serkentik a citokininek. Az indukció biokémiai alapja abban áll, hogy a purin származékok nagy intezitással fokozzák a nukleinsav-szintézist. *Fox* (1966) kísérleti adatai szerint a biológiailag nagyon aktívan ható benziladenin nem épül be az oldhatatlan nukleinsav-frakcióba, ugyanakkor az oldódó ribonukleinsavban aránytalanul nagy a felhalmozódás. Ezek alapján arra lehet gondolni, hogy az aktivált aminosavak transzferálásában játszanak szerepet a citokinin aktivitású vegyületek, s így a fehérjeszintézis intenzitását serkentik. Ez utóbbi serkentés számos aminosavnak a citokininnel hosszabb ideig kezelt növényi szövetekbe való beépülésével közvetlenül bizonyítható is. A kérdést azonban tovább bonyolítja az a jelenség, hogy a citokininek nemcsak a fehérjeszintézist, hanem mindkét nukleinsav szintézisének intenzitását rendkívül nagy mértékben serkentik, ami a molekuláris biológia eredményei alapján és elméleti összefüggései nyomán közvetlenül nem értelmezhető.

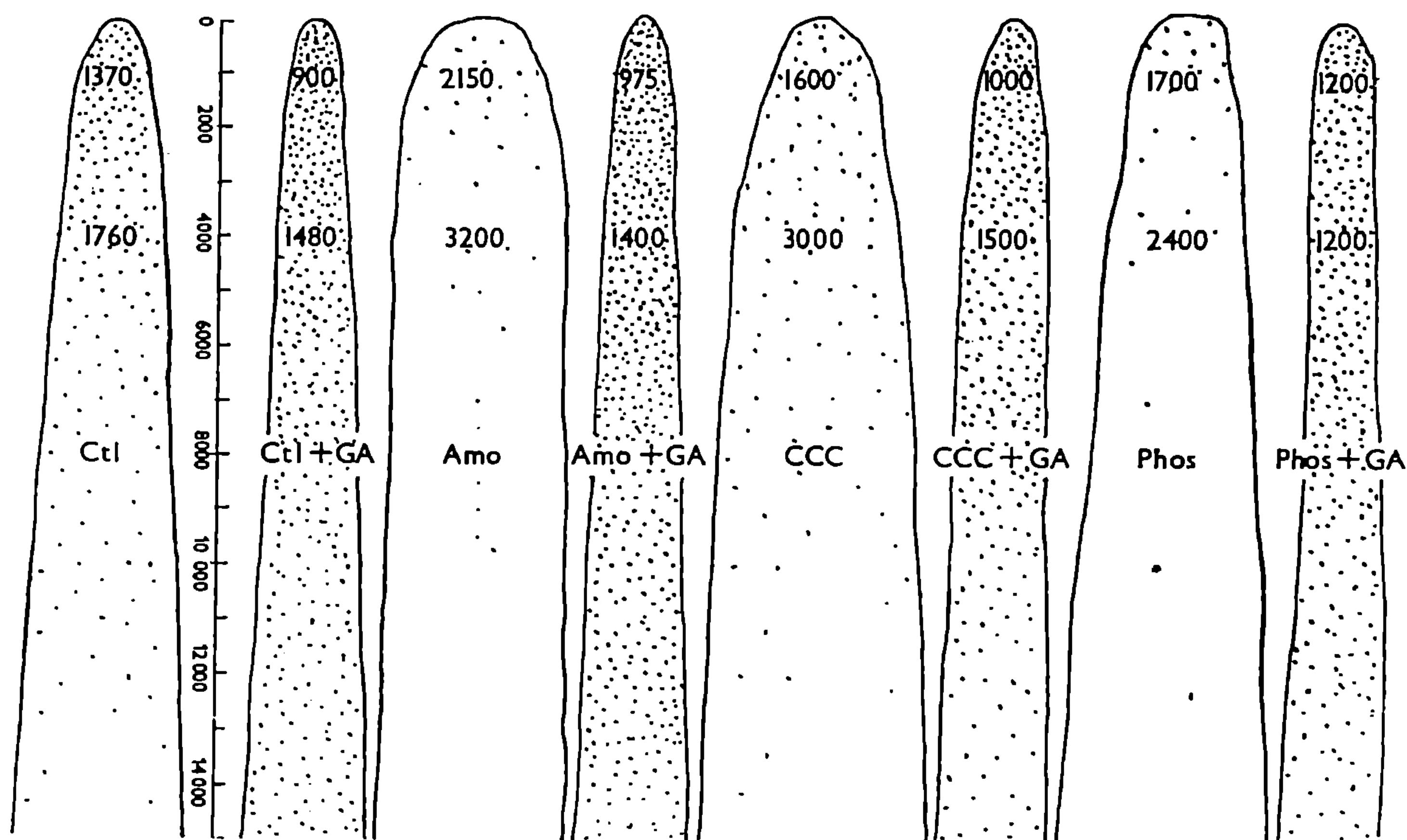
Nagyon értékesnek kell tekintenünk *Adamson* (1962) kísérleteit, amelyekben kimutatta, hogy az induktív fázis előtti lehűlés a kontrollhoz képest három osztódási hullámmal fokozza a citokininnel kezelt szövetekben a mitózis-gyakoriságot. A hatást vázlatosan a 174. ábra mutatja be. A szobahőmérséklethez képest a +4 C°-os lehűtés kedvező hatása az indolecetsavval egyidejűleg adagolt kinetin befolyására keletkezett, a kezelést követő második napon.

Gomberg és munkatársai (1966) bebizonyították, hogy a merisztematikus szövetekben a nukleinsavak szintje gibberellinsav-kezelés nyomán jelentékenyen fokozódik. Az induktív fázis előtt észlelt hatás közvetlenül kapcsolatba hozható az indolecetsavval kiváltható növekedés fokozódásával. Ezeket a kísérleti eredményeket *Sachs* (1965) más vonatkozásban megerősítette, amit grafikusan a 175. ábra mutat be. A kontrollhoz képest a gibberellinsavas kezelés több mint kétszeresére fokozza a mitózis-gyakoriságot. Ugyanakkor a

növekedést visszatartó faktorok (Amo—1618, CCC, Phosfon—D) a mitotikus osztódást az eredeti szint töredékére szorítják vissza. Ez a diagram szemléletesen mutatja a növekedést visszatartó tényezők antigibberellin típusú hatását. Viszont a növekedést gátló anyagok mellett adagolt gibberellinsav hatására a mitotikus gyakoriság teljesen helyreáll, illetőleg részben az eredeti intenzitás fölé emelkedik. Az antigibberellin hatás gibberellinsavval való kioltása közvetve ugyancsak bizonyítja a gibberellinek nukleinsav-szintézist fokozó befolyását.



174. ábra. Hőmérséklettől függő sejtdifferenciálódást, illetőleg sejtosztódást indukáló hormonhatás (*Adamson* [1962] adatai szerint)



175. ábra. A gibberellinsav, az Amo-1618, a CCC és a Phosfon-D, valamint a növekedést visszatartó anyagokkal együtt adagolt gibberellinsav hatása a mitózis gyakoriságára – a dohány hajtáscsúcsban (*Sachs* [1965] adatai nyomán)

SEJTDIFFERENCIÁLÓDÁS

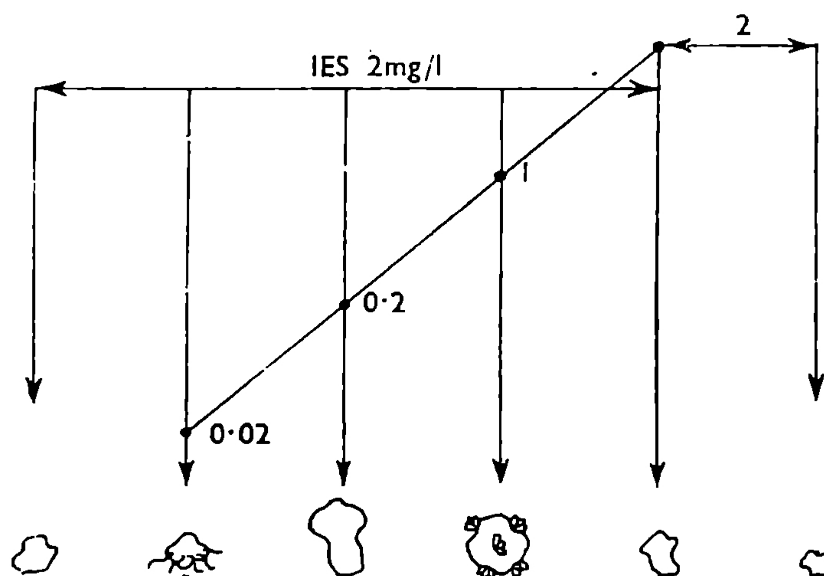
Az auxin-indukció hatásmechanizmusában *Penny* és *Galston* (1966) eredményei szerint elsősorban de novo ribonukleinsav-szintézis szerepel, miután a folyamat aktinomicin–D-vel közvetlenül gátolható. Az aktinomicin–D ugyanis a dezoxiribonukleinsavtól függő ribonukleinsav–szintézist gátolja, amennyiben jellegzetesen abszorbeálódik a szabad dezoxiribonukleinsav láncokhoz. A jelenség alapján arra lehet gondolni, hogy az auxin-indukció közvetve ribonukleinsav-szintézist vált ki, ami később fehérjeszintézist eredményez. Ezzel ellentétben *Sarkissian* és *Spelsberg* (1967) kimutatta, hogy már 10^{-5} molos auxin-koncentráció esetében csökken az egyik elektroferetikusan mozgékony fehérje mennyisége, ami anaerób feltételek között és nagyobb töménységű kezelés után (10^{-3}) teljesen eltűnik 12 óra alatt. A látszólag ellentmondó két adatból arra lehet következtetni, hogy az auxin-indukció mechanizmusa valószínűleg több, eltérő biokémiai úton megy végbe, vagy pedig szervezetenkénti, illetőleg szövettípusonkénti különbség mutatkozik. Az auxinok csúcs irányú szállítódása miatt a sejtek a differenciálódás alatt a hoszanti

tengely irányában nyúlnak meg. Az etilén is hormonszerű biológiai aktivitással rendelkezik (*van Overbeek*, 1967), különösen a sejtdifferenciálódás állapotában. Hatására a sejtek azonos módon nyúlnak meg hosszanti és kereszt irányban, ami jellegzetes haránt irányú megvastagodást idéz elő. Közvetlen bizonyítást nyert, hogy az etilén fokozza a permeabilitást, így az auxin csúcsi irányú szállítódását kissé módosítva idézi elő a rendellenes sejtdifferenciálódást.

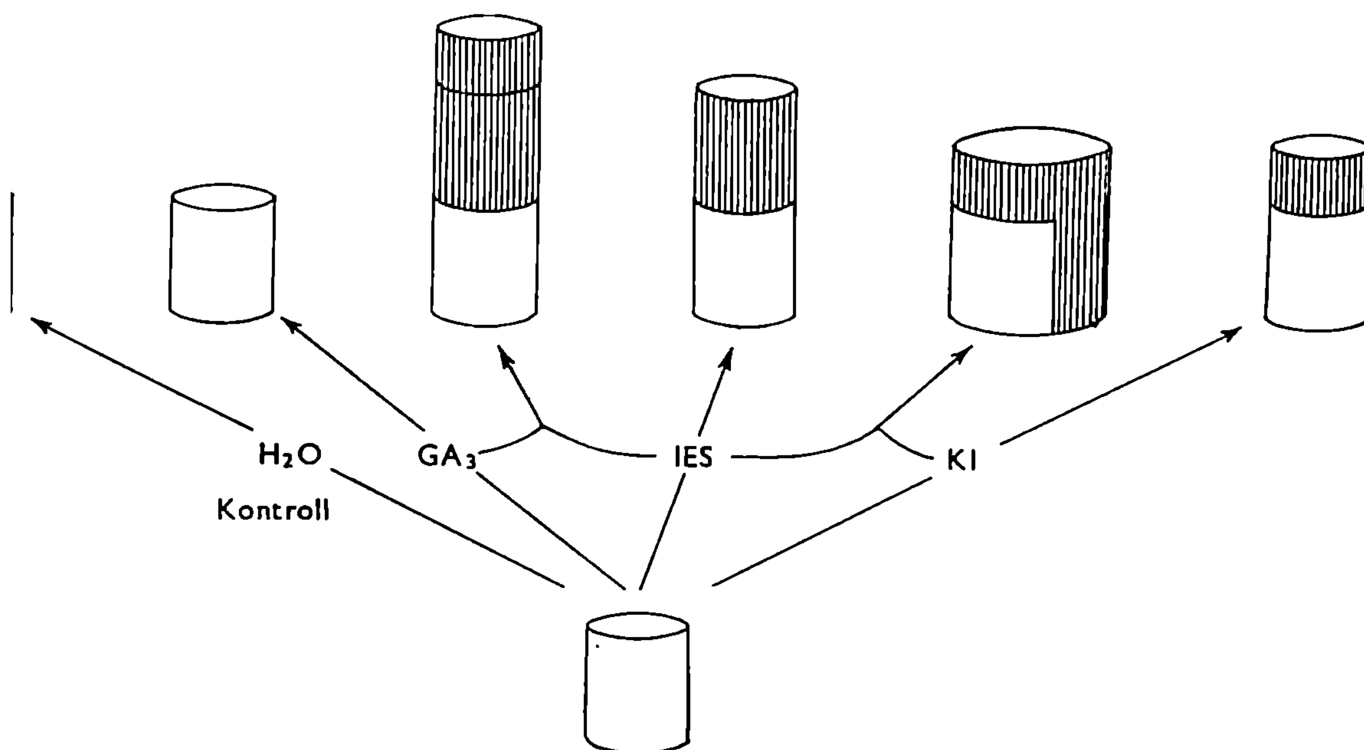
HISZTOGENEZIS

A szöveti differenciálódás kísérleti tanulmányozása terén *Skoog* és *Miller* (1957) munkáját klasszikus írányzatnak kell tekintenünk. Közvetlenül bizonyították, hogy 2 ppm (mg/l) koncentrációban alkalmazott indolecetsav mellett a kinetin a koncentrációtól függő arányokban módosítja a szöveti differenciálódás típusát. A 176. ábra szerint az önmagában adagolt indolecetsav hatására az embrionális jellegű merisztematikus szövet sejtjei arányosan kiterjednek. Ezzel szemben 0,2 mg/l koncentrációban alkalmazott kinetin hatására feltűnően nagy térfogatú sejtek keletkeznek. A kinetin koncentrációjának relatív fokozásakor (2 mg/l) kis sejtekből álló kallusz keletkezik, míg az önmagában alkalmazott citokinintől nem növekedtek a sejtek. Ezek alapján arra lehet következtetni, hogy az auxinhoz viszonyított relatív kinetin- (illetőleg természetes citokinin-) koncentráció determinálja a merisztematikus sejtek szöveti differenciálódását.

A szár növekedését ugyancsak befolyásolja a növekedési hormonok eltérő aránya. *Brian* (1963) kísérleti adatai alapján bemutatott 177. ábra szerint a borsószártagok növekedését a gibberellin közvetlenül nem fokozta, ezzel szemben indolecetsav hatására az



176. ábra. Az indolecetsavhoz eltérő koncentrációban adagolt kinetin hatása a dohány bélszövetének hiszto- és morfogenezisére (*Skoog* és *Miller* [1957] adatai szerint). Balról jobbra: 1. a sejt megnyúlása; 2. gyökérfejlődés; 3. nagy sejtekből álló kalluszképződés; 4. rügyfejlődés; 5. kis sejtekből álló kalluszképződés; 6. növekedés nélküli szövet



177. ábra. Az auxin, a gibberellinsav és a kinetin kölcsönhatása a borsószár izolált korongjának növekedésében (*Brian* [1963] adatai alapján, *Osborn* [1965] vázlata szerint)

eredeti hosszúság a kétszeresére növekedett. Az indolecetsav és gibberellinsav együttesen az indolecetsavas kezeléshez képest még nagyobb serkentést váltott ki. Ez a körülmény is megerősíti a gibberellinsav hatására növekedett nukleinsav-szintézist, amit azután az auxin-kezelés közvetlenül növekedési indukcióval realizál. A kinetines kezelés nyomán a kontrollhoz képest kismértékű serkentés jelentkezik a hosszanti tengely irányában. Ezzel szemben az egyidejű auxin- és kinetin-kezelés az azonos mértékű hosszanti növekedés serkentése még haránt irányú térfogat-gyarapodást is kiváltott. A gibberellin és a kinetin a fentiek alapján látens hatást idéz elő, amit az auxin-indukció a növekedés serkentésévé realizál.

LEVÉLNÖVEKEDÉS

A levélfelszín ellenőrzött körülmények közötti növekedését számos szerző tanulmányozta. Tudománytörténeti áttekintés helyett néhány képen (l. mellékletek) mutatjuk be a citokininek növekedésre gyakorolt hatását, saját kísérleteink alapján. A 60. kép a Pinto bab elsődleges fél-levelének előkezelésével nyert jellegzetes arányeltolódását mutatja be. A 61. kép az egyik elsődleges ikerlevél kezelésre kiváltott felszínnövekedést szemlélteti az eredetileg kezeletlen másik ikerlevélhez képest, ugyancsak Pinto babfajtán. A 62. kép Kompolti fehér babfajta egyik lomblevelének növekedésére kifejtett citokinin-hatást érzékelteti. A kezelések tartama hat nap 30 ppm-es benziladeninnel, s a fényképfelvétel a kezelés befejezését követő egy hét múlva történt. A citokinines kezelés közvetlenül megnöveli a

kezelt levéllemezek felszínét, s egyidejűleg friss és szárazsúly gyarapodást is kivált. Miután a citokinineknek a levélparenchimában való transzportja nagyon minimális, illetőleg bizonyíthatóan lokalizált állapotban marad a kezelés helyén, ezért csak a kezelt szöveti elemek növekedését serkenti, minden bizonnyal a sejtosztódás fokozásán keresztül. Ugyanakkor nagyon jellegzetes, hogy a kezelés feletti levélemeleteken a levélfejlődést a citokinin-kezelés gátolja, amit a 63. képen mutatunk be. A kontrollhoz képest a benziladenin-kezelés az ép növények első lomblevelét jobban, a kinetin kisebb mértékben gátolja. A jelenség szorosan összefügg a citokininek szervesanyag-transzportot befolyásoló jellegével, amit *Mothes* (1964) ismertetett elsőként.

A SZÁRPARENCHIMA NÖVEKEDÉSE

A növekedési hormonok együttese (auxin, gibberellin, citokinin) serkenti a parenchima növekedését a legnagyobb mértékben, mint azt *Shetterfield* (1963) kísérletileg bizonyította (a 178. ábrán közölt adatokkal).

Morfogenezis. A szervfejlődés indukciójában szintén fontos szerepet játszik a növekedési hormonok aránya, amint azt *Skoog* és *Miller* (1957) adatai alapján a 176. ábra szemlélteti. Az auxin mellett adagolt kis koncentrációjú kinetin gyökérfejlődést indukál, míg nagyobb koncentrációban hajtásnövekedést vált ki gyökér nélkül. A koncentrációs összefüggéseket az 1. táblázat mutatja be.

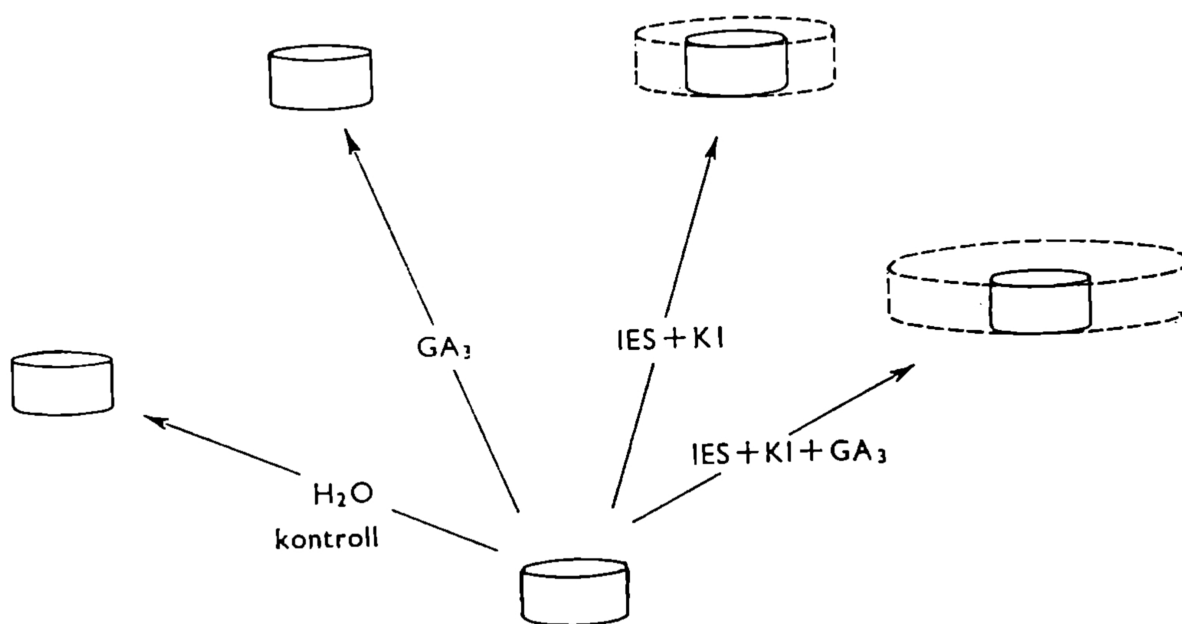
1. TÁBLÁZAT

Szerv	Auxin	Kinetin	Auxin	Zeatin
Gyökér	2,0	0,02	0,5	0,02
Hajtás	2,0	1,0	0,5	0,5

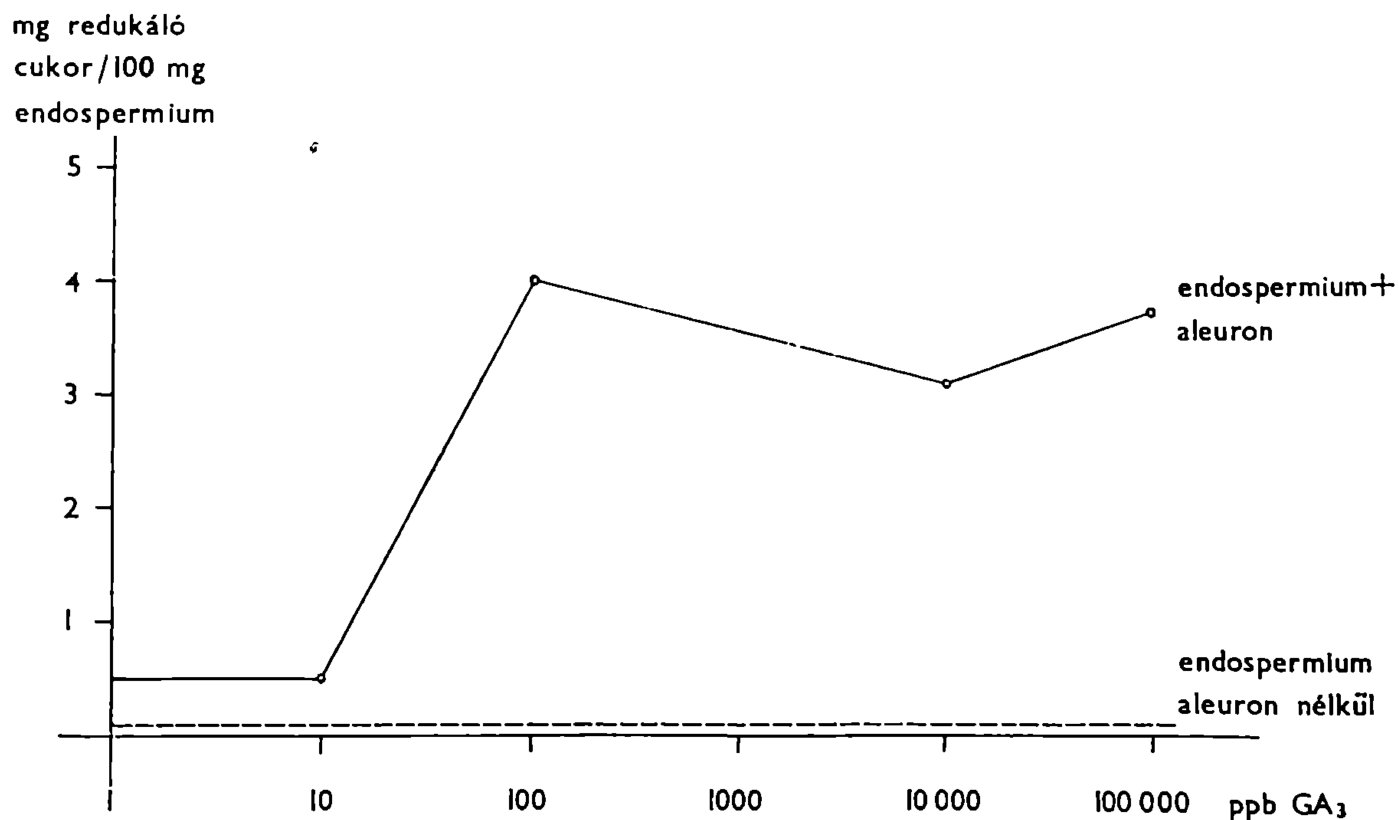
Az auxin és kinetin, illetőleg az auxin és zeatin koncentrációtól függő kölcsönhatása (ppm-ben) a gyökér-, valamint a hajtás-indukcióban, *Skoog* és *Miller* (1957) adatai nyomán

A citokininek koncentrációtól függő hatását a dohány bélszövetéből történő teljes növény regenerációjára *Linsmaier* és *Skoog* (1965) dolgozta ki. Ebben a kísérletben citokininnek zeatint használtak. 0,1 mikromol. koncentráció hatására csak kallusz regenerálódott, 0,5 mikromol. nyomán gyökértelen hajtás, míg 2,5 mikromol. befolyására teljes növények fejlődtek. Ugyancsak *Skoog* (1954) eredményei szerint a csúcs irányú auxin-szállítódás lényeges szerepet játszik a kallusz, illetőleg a hajtás regenerálódásában. Az auxin-indukció közvetlen vagy közvetett formában szorosan kapcsolódik a nukleinsav-szintézishez, ami a morfogenezis biokémiai alapjának tekinthető.

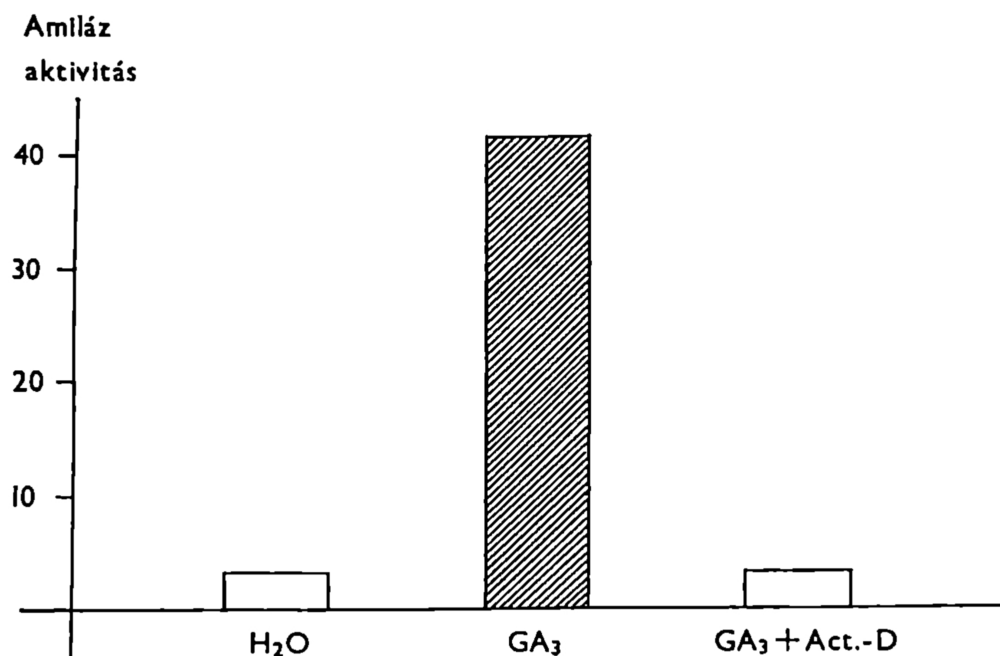
Az amiláz indukált bioszintézise – gibberellin hatására – gabonaszemek csírázásakor. Az amiláz aktivitását a redukált cukorszint növekedésével tesztelve *MacLeod* és *Millar* (1962) közvetlenül bizonyította, hogy az endospermium csak az aleuron-réteggel együtt képes amiláz-szintézisre, míg az aleuron nélküli endospermiumban nem képződik amiláz, aminek aktivitása nyomán redukáló cukor keletkezne. A 179. ábra alapján a gibberellin-



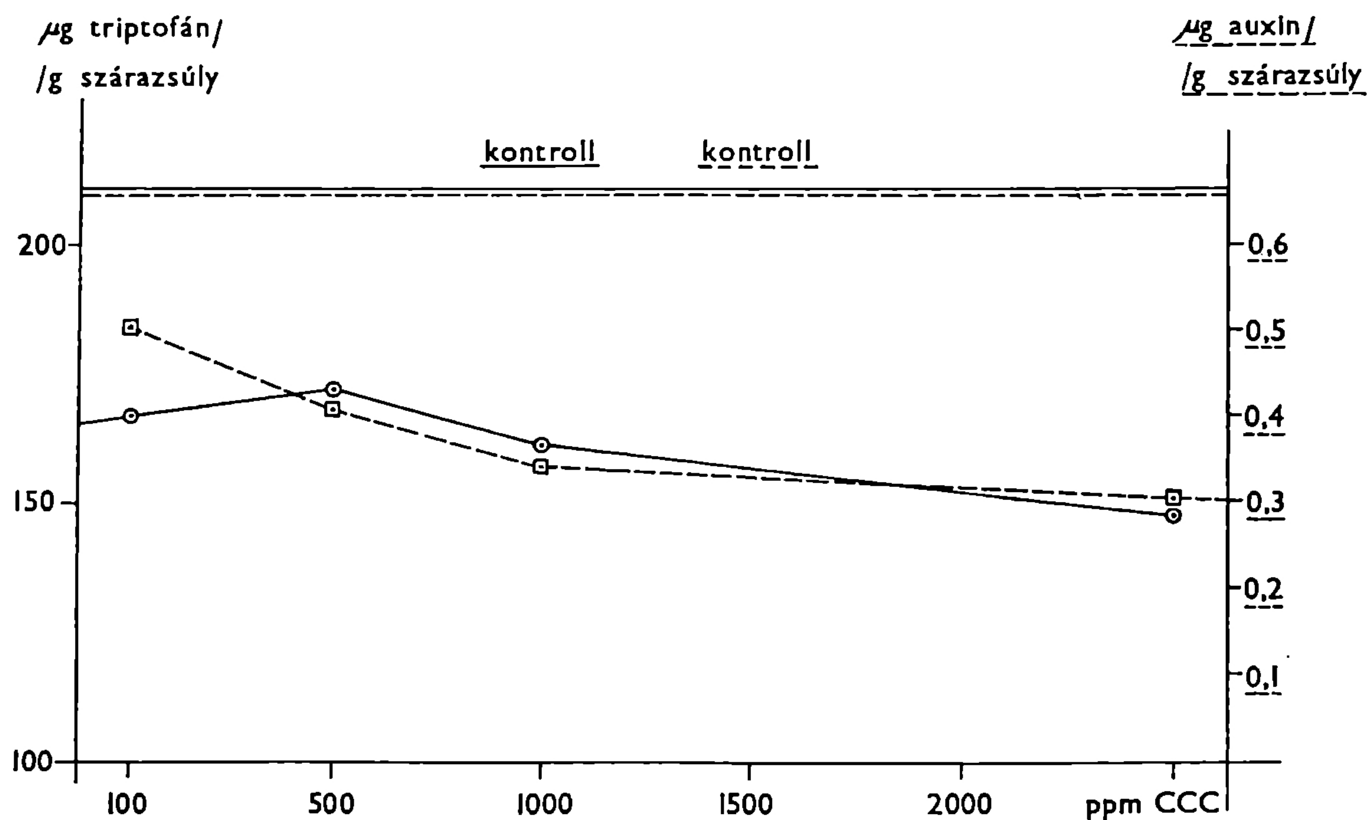
178. ábra. A növekedési hormonok (auxin, gibberellin, kinetin) kölcsönhatása az articsóka tőszárának parenchima-növekedésében (*Shetterfield* [1963] nyomán)



179. ábra. A gibberellinsav amiláz-szintézist aktiváló hatása, az árpa-aleuronnal való összefüggésben (*MacLeod és Miller* [1962] eredményei szerint)



180. ábra. A gibberellinsav génszintű hormonhatása az amiláz szintézisére, és annak teljes gátlása aktinomicin-D jelenlétében (*Bonner* és *Huang* kísérletei szerint [1962], az amiláz aktivitása alapján tesztezve)



181. ábra. A növekedést visszatartó klórkolinklorid (CCC) hatása a búza csíranövények triptofán tartalmának (————) és szabad auxin-szintjének (— — — — — —) csökkenésére (*Morris* [1966] adatai nyomán)

szintnek koncentrációval arányos fokozódásakor az aleuron tartalmú endospermiumban növekedett a redukáló cukrok szintje. *Bonner* és *Huang* (1962) kimutatta, hogy a gibberellin gén-szintű befolyással serkenti az amiláz aktivitását, miközben az eredeti szint 40-szeresére fokozódik (180. ábra szerint). Az aktinomicin-D teljes gátlást okoz, ami tulajdonképpen a dezoxiribonukleinsavtól függő ribonukleinsav szintézis gátlására vezethető vissza, aminek következtében elmarad a messzendzser ribonukleinsav-szintézis, és azt követően az amiláz képződése. *Paleg* és munkatársai (1965) a későbbiekben kísérletileg bizonyították, hogy a növekedést visszatartó anyagok (pl. CCC) nem a gibberellint teszik működésében inaktívvá, hanem az endogén gibberellin-szintézist gátolják. A növekedést visszatartó anyagok azonban a gibberellin-szint csökkentésén kívül az endogén auxin-szintézist is gátolják, amint azt *Norris* (1966) közvetlenül bizonyította. Kísérleti eredményei szerint a klórkolinklorid (CCC) hatására csökken a búza csíranövények szabad triptofán- és szabad auxin-szintje, a növekedést gátló anyag koncentrációjával arányosan, amint az a 181. ábrán megfigyelhető.

A VIRÁGFEJLŐDÉS INDUKCIÓJA

A virágfejlődés első állapotában a tőrózsás levélzet hajtástengelyében merisztéma-differenciálódás indul meg – az optimális fotoperiodikus inger hatására. *Sachs* és *Lang* (1957) adatai szerint kétnyári növények tőrózsáján az első évben megindult a merisztéma fejlődés gibberellinsav hatására. Az utóbbi években nyilvánvalóvá vált a gibberellin több irányú hatása (*Paleg* 1965), másrészt, hogy a virágfejlődés elsődleges indukciójában szerepel a *hajtástengely növekedésének megindulása (bolting)* is, amit nem követ szükségképpen tengelyállású virág vagy virágzat fejlődése, pl. a járó búza esetében, vagy optimális alatti megvilágítású dohány fejlődésében. Nagyon érdekes viszont, hogy a citokinin aktivitású kinetin részben pótolja az alacsony fényintenzitást, amit a tengelynövekedés indukciója megkövetel, másrészt valószínűleg csak a tengely hosszanti növekedésére (bolting) hat szabályozó jelleggel és nem a virágzás indukciójára.

A *virág-indukció* folyamatában nagyon lényeges különbség mutatkozik a hosszú- és a rövidnappalos növények virágzásában, azonban általánosságban megállapítható, hogy a közvetlen virág-indukciót serkenti a gibberellin-kezelés – ma még részleteiben nem ismeretes mechanizmuson keresztül.

Feltétlenül hangsúlyozást érdemel *Weaver* és munkatársainak (1965) kísérleti eredménye, amely szerint az egyik szintetikus benziladenin származék (6-benzilamino-9-(2--tetrahidropiranil)-9H-purin) hormonszerű hatással serkenti a szőlő virágfejlődését a levéltelen kontrollhoz képest. A citokinint 125–1000 mg/l koncentrációban egyaránt biológiailag aktívnak találták. *Weaver* és *van Overbeek* (1963) SD 8339 jelzéssel szert hozott forgalomba, amely a virágfejlődés serkentése mellett jelentékeny mértékben (30–40%-kal) fokozza a szőlő magvas bogyóinak növekedését, friss és szárazsúlyának gyarapodását. *Srivastava* (1963) analitikai munkássága alapján ismeretessé vált, hogy a növényi szövetek általánosságban számos purinszerkezetű vegyületet tartalmaznak, amelyeknek a kémiai felépítése eltér ugyan az ismert szintetikus citokininekétől az infravörös spektrálanalízis alapján, azonban mégis feltételezhető, hogy ezek purin típusú vegyületek, és hogy sajátságos szabályozó mechanizmussal is rendelkeznek. A növényi hormonok négy csoportjának (auxinok, gibberellinek, citokininek és növekedést visszatartó anyagok) kölcsönhatása szabályozó jelleggel irányítja a mitózis-gyakoriságot, a sejt- és szövet-differenciálódást, ami részleteiben még ismeretlen fejlődéstani folyamat biokémiai alapjainak tekinthető.

Az utóbbi évek kísérleti adatai alapján valószínűsíteni lehet, hogy a szervfejlődés és virágzás indukciójában is fontos szerepet játszanak a négy hormoncsoport egyes faktorai, elsősorban a kölcsönhatásban. A virágzás-indukció, valamint a virág- és termésfejlődés egyes folyamatainak a szabályozásában feltehetőleg a citokininek és a növekedést visszatartó anyagok kölcsönhatása alapvető jelentőségű.

A NÖVÉNYEK EGYEDFEJLŐDÉSÉNEK ALAPVETŐ TÖRVÉNYSZERŰSÉGEI

A múlt század harmincas-negyvenes éveiben, a sejtmag felfedezése (1831–33) után és osztódásának megfigyelését követően terelődött a figyelem fokozottabban a magvas („virágos") növények megtermékenyítési, ill. embrióképződési folyamatára és annak mikroszkópos vizsgálatára. A kezdeti, tévesnek bizonyult magyarázatokat *(Schleiden, Endlicher* stb.) végül is – a század közepe táján – lényegében a valóságnak megfelelő megállapítások váltották fel *(Amici, Hofmeister)*. És jóllehet, egyesek (pl. *Suminski*, 1848) már észlelték a páfrányokon a spermatozoidok (hímivarsejtek) behatolását az archegóniumba, a női ivarszervbe, vagyis ismertté vált az ivaros folyamat létezése az ún. spórás növények csoportjába sorolt harasztokon, mégis sok idő telt el, amíg szélesebb körben, a növényvilág nagy rokonsági egységeire és egyes fajokra vonatkozóan felderítették a kétféle („ivartalan" és „ivaros") szaporodási mód és az egyedfejlődés közötti összefüggéseket, ill. törvényszerűségeket. E téren elvitathatatlanul nagy érdemeket és világhírnevet szerzett Wilhelm *Hofmeister*, aki a múlt század közepén (1849–51), a mohákon és a harasztokon felismerte és bizonyította *a kétféle módon – spórákkal és ivarsejtekkel – történő szaporodás szabályos váltakozását* az egyedi fejlődés, illetőleg az életciklus során. A vizsgált növényeknek ezt a sajátosságát *nemzedékváltakozás*nak nevezte el. A további évtizedekben végzett és egyre kiterjedtebb vizsgálatok arra a meglepő eredményre vezettek, hogy a növényvilág legtöbb képviselőjének egyedfejlődésében, akár a magasabb szervezettségű hajtásos növényekről (magvas növények, harasztok), akár a teleptestűekről, vagy az egysejtű szervezetekről van szó, legtöbbször teljes bizonyossággal kimutatható az ivaros és az ivartalan szaporodási mód (két egyedfejlődési szakasz) szabálytalan, de legtöbb fajban törvényszerű – szabályos – váltakozása.

A múlt század végefelé, a sejtmagosztódási folyamatok finomabb részleteinek, valamint a kromoszómák törvényszerű viselkedésének a felderítésével (lásd előbb, „A növényi sejt..." c. fejezetben: mitózis, meiózis; 17–19. old.), a „nemzedékváltakozás"-nak, helyesebben az egyedfejlődés két vagy több, egymást követő szakaszának az értelmezése századunkban új nézőpontokkal bővült, s részben korszerű megvilágításba került. Felismerték ugyanis, hogy a sejtmag osztódásakor megfigyelhető *kromoszómák száma* a kétféle egyedfejlődési szakaszban („nemzedékben") nem egyforma: *az egyik szakaszban fele annyi, mint a másikban.* Vagyis kiderült, hogy *a legtöbb növény egyedfejlődésében* nemcsak a szaporodási mód, hanem általában *a kromoszómaszám is törvényszerűen váltakozik:* magfázis-csere következik be. Ez úgy történik, hogy a megtermékenyítés (ivaros folyamat) eredményeként, tehát az ivarsejtek egybeolvadásából keletkező zigótában és a belőle többnyire kifejlődő testben a kétféle ivarsejt kromoszóma-garnitúrája összekerül, így a kromoszómaszám a kétszeresére *(diploid)* emelkedik. Majd azután általában az ivartalan, totipotens spóráknak meiózissal (ún. *kromoszómaszám-felező magosztódással)* történő kialakulásakor

a képződő meiospórákban és az azokból fejlődő szervezetben fele annyi *(haploid)* a kromoszómaszám, mint a zigótában. Mindezzel kapcsolatban tudnunk kell azt is, hogy a magfázis-csere két szakaszának, a haplo- és a diplofázisnak egymáshoz viszonyított kialakulása, más szavakkal az ivari folyamat *(szüngámia)* és a meiospóra képződése (meiózis) közötti, időben és térben jelentkező távolság a különböző növények egyedfejlődésében igen eltérő és örökletesen jellemző. E tekintetben a legelterjedtebb három alaptípusról szólunk röviden.

A legegyszerűbb esetben, pl. számos egysejtű szervezetben és a primitívebb teleptestű moszatokban a megtermékenyítésből származó diploid zigóta magjának első osztódása már meiotikusan megy végbe, tehát a zigótákból közvetlenül haploid meiospórák, azokból pedig haplofázisú egyedek fejlődnek. *Ez a típus az ún. zigótás magfázis-cserét képviseli* – nagyon rövid ideig tartó diplofázissal –, *és valódi haplonta szervezet* (182. ábra).

Fejlődéstörténetileg magasabb szintet jelentenek pl. azok a teleptestű és egyszerűbb hajtásos növények, amelyekben *a haplo- és diplofázis megegyezően alakul ki*, azaz a zigótából sokszoros osztódás után, különbözően differenciált, diploid vegetatív test *(sporofiton)* szerveződik, amely a maga egyedfejlődési szakaszát, meiózissal (R!) létrehozott haploid meiospórák kibocsátásával zárja. E meiospórák sok fajban teljesen azonos értékűek és belőlük számos osztódás után olyan haploid test *(gametofiton)* alakul ki, amelyen hím és női ivarszervek, s azokban hím és női jellegű ivarsejtek *(izogaméták vagy mikro- és makrogaméták)* egyaránt keletkeznek (egylakiság). Más fajokban viszont a meiospórák ivarjellege determinált, ezért egyrészükből hím gametofiton, másrészükből női gametofiton szerveződik. Ez esetben tehát az egyedi fejlődésen belül *háromféle vegetatív test alakul ki* (sporofiton, és kétféle gametofiton), amelyek rokonsági egységenként nagyon változatos differenciáltságot mutathatnak. A magfázis-cserének ez a típusa ún. *intermedier, maga az egyedfejlődés pedig heterofázisos (haplodiplonta* vagy *diplobionta* szervezet).

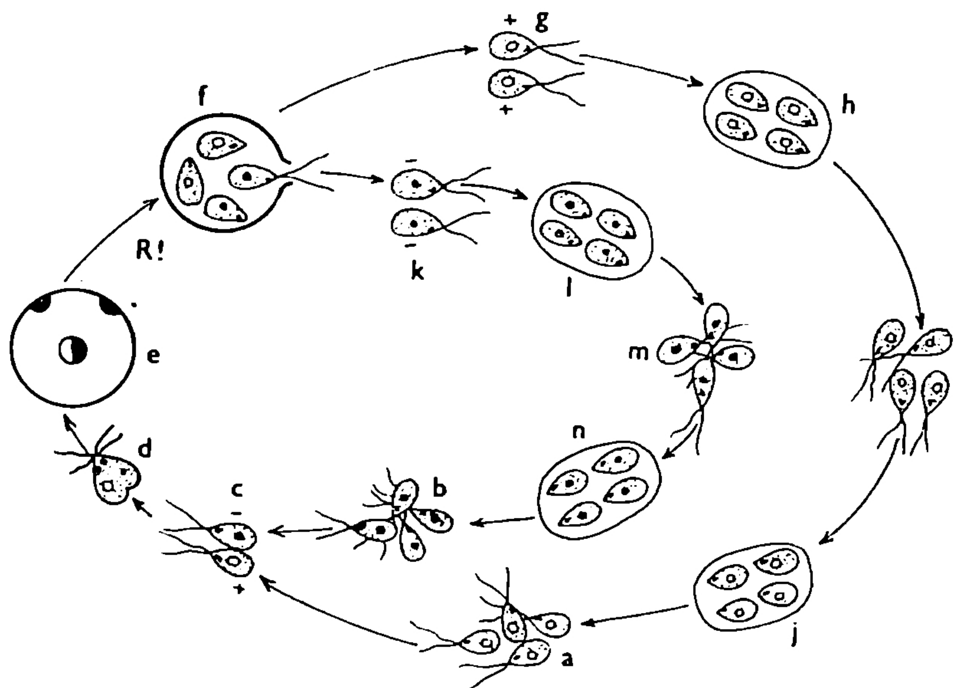
Végül a magfázis-csere harmadik és egyben fejlődéstörténetileg a legprogresszívebb típusa az, amelyben *az egyedi fejlődést a diplofázis (sporofiton) uralja, a haplofázis egyre jobban szűkül*, a gametofiton térben és időben redukálódik, míg szélsőséges esetben – a növények körében ugyan ritkán – a gamétákra korlátozódik, ami az ún. *gamétás magfázis-csere* típusának felel meg. Az ilyen szervezetek a valódi *diplonták*, pl. a kovamoszatok, *Fucus*-félék.

A továbbiakban konkrét példákon szemügyre vesszük néhány egysejtű, teleptestű és hajtásos növény két-, ill. többszakaszos egyedfejlődésének a fentiekben vázolt törvényszerűségeit és egyéb részleteit, különös tekintettel a haplodiplonták szerveződésének nagy változatosságára.

NÉHÁNY EGYSEJTŰ ÉS TELEPTESTŰ SZERVEZET EGYEDFEJLŐDÉSE

AZ EGYSEJTŰEK HÁROM TÍPUSA

Az egysejtű növények szerveződésének általános kérdéseiről, alakgazdagságáról, felépítési és működési sajátosságairól az előzőkben már volt szó. A következőkben három egysejtű szervezet egyedi fejlődésmenetét (életciklusát), a magfázis-cserével összefüggő törvényszerűségeket, a redukciós- (R!), ill. megtermékenyítési folyamat korrelációját, a haploid és diploid állapot váltakozását tekintjük át.



182. ábra. Chlamydomonas egysejtű moszat egyedi fejlődésmenete vázlatosan. – *a* = hím jellegű (+) haploid izogaméta; *b :* női jellegű haploid izogameta; *c, d:* ellentétes ivarértékű izogameták egyesülésének kezdete; *e:* diploid zigóta; *f:* zigótából meiotikus (R!) osztódás után kialakuló meiospórák (+, –); *g, k:* + ill. – meiospórák; *h, l:* a kétféle meiospórákból alakuló haplosporangium mitospórákkal; *i, m:* haploid sejtek; *j, n:* hím (+) ill. női (–) gametangium (Moewus nyomán)

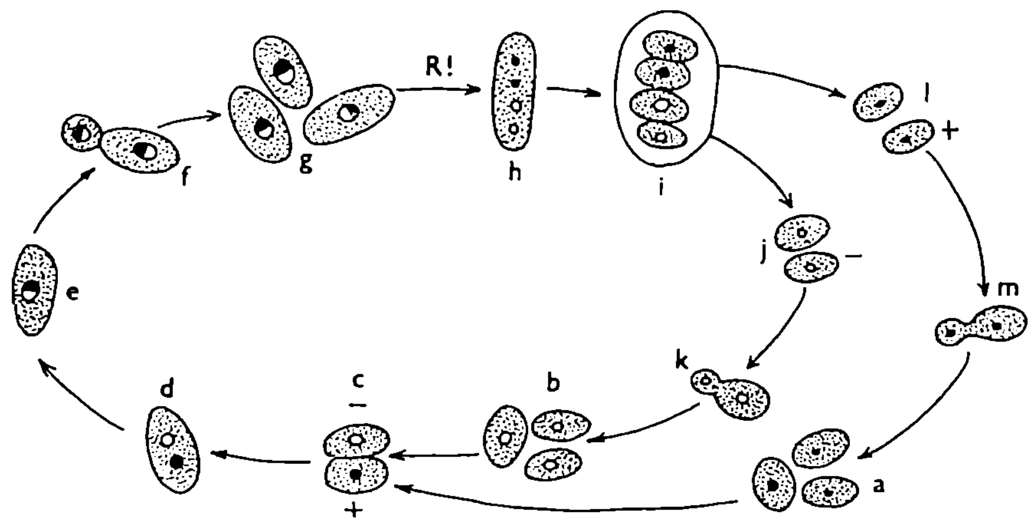
Elsőnek vegyük szemügyre a zöldmoszatokhoz tartozó egysejtű *Chlamydomonas* nemzetség egyik faját. Ennek életciklusában (182. ábra*) a meiózissal (R!) létrejövő négy haploid, kétostoros rajzóspóra, ún. *meiospóra* alakilag és méretben azonosak, de élettanilag (ivari determináltság szempontjából) csak kettő-kettő egyezik meg. A kétféle „rajzóspóra" mindegyike megnövekszik, plazmaostorát elveszti, egysejtű mitosporangiummá alakul *(h, l)* és mitotikus osztódással ivartalan szaporító sejteket, kétostoros, ***haploid mitospórák***at *(i, m)* hoz létre (négyesével vagy nagyobb számban). A kétféle sporangiumból származó kétostoros spórák önálló egyedekké fejlődnek, majd egy idő múlva megnövekedve, ostorukat vesztve egysejtű gametangiummá alakulnak, és mitotikus osztódással egyrészükben pozitív (+) ivarjellegű, másrészükben ellentétes, negatív (–) ivarjellegű kétostoros, alakilag és méretben azonos haploid szaporítósejtek ***(izogaméták)*** keletkeznek. Egy-egy ellentétes ivarjellegű, kétostoros, egy pigmentfoltos, haploid izogaméta egymással összeolvad *(citomixis)* és diploid (2n) zigótává alakul, amely kezdetben két sejtmagot, két pigmentfoltot és négy ostort visel (d). A plazmaostorok azonban csakhamar felszívódnak, a két sejtmag egybeolvad (teljes megtermékenyítés: *kariomixis),* a sejtfal centrifugálisan megvastagodik, s így ún. *kitartó állapot,* a kedvezőtlen körülményeknek ellenálló test, ún. *zigospóra* jön létre *(e)*. E diploid kromoszómaszámú zigospórából, egy idő múlva – meiotikus (redukciós) osztódással – alakra, méretre azonos, négy haploid, kétostoros meiospóra lép ki; közülük kettő-kettő élettanilag megegyezik. E meiospórák megjelenésével és továbbszerveződésével új egyedfejlődési ciklus kezdődik, amelyben a haploid fázis dominál (haplonta szerveződés).

* Itt jegyezzük meg, hogy a bonyolult ábrák elkerülhetetlenek, s áttekintésük megkönnyítése céljából e fejezet szövegében hivatkozunk azok betűjelzéseire.

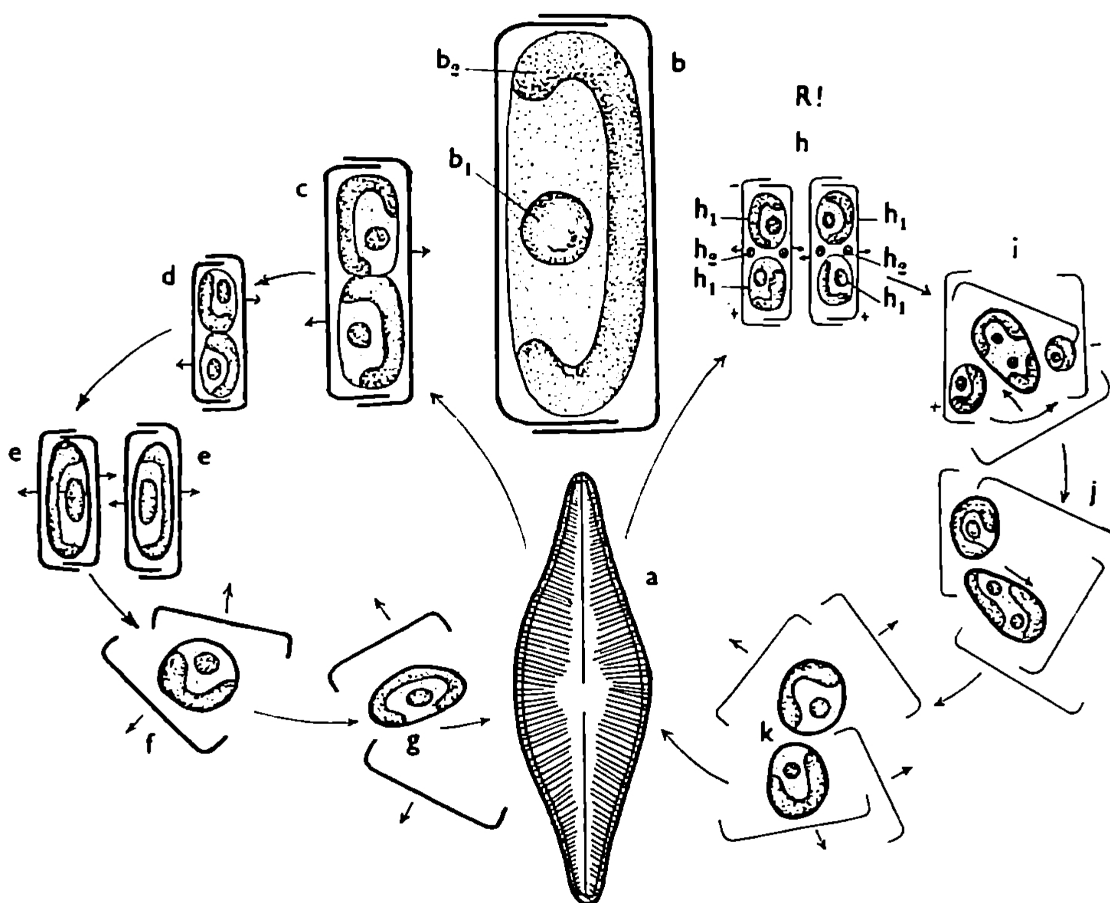
A *Chlamydomonas* röviden vázolt egyedi fejlődésében tehát két szakasz váltakozik. Az egyik szakaszra (meispórákra, sporangiumra, mitospórákra, hím és női gametangiumokra, ill. gamétákra) a haploid magfázis, a másik szakaszra (négyostoros zigóta és ún. zigospóra) a diploid magfázis a jellemző. Élesebb alaki eltérés a kétféle magfázisban – a már említetteken kívül – nincs. Élettanilag pedig az a jellegzetes, hogy a kitartó zigóta (zigospóra) *meiózisos* osztódásakor a + *kromoszóma*-garnitúrában jelenlevő ivari (női = *x* és hím = *y*) kromoszómák szétválnak és a keletkező négy meiospóra közül kettőbe az *x*, kettőbe az *y* jelű kromoszóma jut. Ez utóbbi maga után vonja e spórák („ivartalan" szaporító sejtek) ivari determináltságát, tehát azt, hogy belőlük a további szerveződés során milyen ivarú test (pl. + jellegű) jön létre.

Számos egysejtű növényi szervezet egyedfejlődési ciklusa nagy vonásokban megegyezik a *Chlamydomonas*-éval, de vannak attól kisebb-nagyobb mértékben eltérő típusok is. Így pl. a közönséges kereskedelmi élesztő (a tömlősgombákhoz tartozó *Saccharomyces cerevisiae)* mozgásszerv (ostor) nélküli, szaprofiton egysejtű szervezet (183. ábra.) Ez életciklusában – a lényeget illetően – sok megegyezést mutat a *Chlamydomonas* fejlődésmenetével, tehát megvan a haploid és diploid magfázis *(haplodiplofázis)* váltakozása, mindkét fázis egyedeinek morfológiai hasonlósága, továbbá a meiospóráknak egysejtű *meiosporangium*ban (redukcióval, R) történő kialakulása. Ugyanakkor azonban az egyedszám gyarapodásának mind a diplo-, mind a haplofázisban új formája jelenik meg, a *sarjadzás* (*f*, ill. *k*, *m*), azonkívül elmarad a gamétáknak gametangiumban történő képződése. A sarjadzással keletkező, ellentétes ivarjellegű haploid egyedek – megfelelő körülmények között – közvetlenül képesek egybeolvadni *(citomixis)* és diploid zigotát létrehozni. A sarjadzással szaporodó diploid egyedek pedig – rövidebb-hosszabb idő után – közvetlenül képesek a meiosporangium funkcióját betölteni (intermédier szerveződés).

Az előbbi két típustól teljesen eltérő a szintén egysejtű kovamoszatok egyedfejlődése, mert életciklusukban a diploid állapot dominál (ún. diplonta szervezetek), míg a haploid magfázis nagyon rövid ideig tart és csupán az ivarsejtek – gaméták – életére korlátozódik,



183. ábra. Saccharomyces cerevisiae egysejtű élesztőgomba egyedfejlődése, vázlatosan. – *a* = izogameta (+); *b* = izogameta (—); *c* = izogameták (+, —) konjugációjának kezdete; d = plazmogámiás zigóta; *e* = kariogámiás zigóta (diploid maggal); *f* = diploid egyed sarjadzása; *g:* diploid egyedek; *h*: fiatal aszkusz redukciós v. meiotikus osztódás (R!) után, négy haploid maggal; *i* = érett aszkusz, két-két (+, —) haploid aszkospórával; *j*, *l* = haploid egyedek; *k*, *m* = haploid egyedek sarjadzása *(Robbins–Weier–Stocking* nyomán*)*



184. ábra. Navicula típusú kovamoszat egyedfejlődése, vázlatosan. – *a* = diploid egysejtű vegetatív egyed felülnézetben; *b* : diploid vegetatív egyed oldalnézetben; b_1: sejtmag; b_2: kloroplasztisz; *c:* mitózisos kettéosztódás; *d:* újabb mitózisos kettéosztódás; *e:* a két új sejt egy-egy kovaburokféllel kiegészül; *f:* kovaburkok levetése; *g:* diploid auxospóra, melyből teljes értékű vegetatív egyed alakul, új kovavázzal *(a, b)*; – *h* = két egysejtű diploid egyed meiotikus (redukciós, R!) osztódás után; h_1: megmaradó haploid utódsejtek (izogaméták) + ill. – ivarjelleggel; h_2: elpusztuló utódsejtek; *i:* a kovaburok levetése után szabadra kerülő gaméták (négy közül kettő már egybeolvadt, de magvaik még nem); *j:* a gaméták egyesüléséből létrejött, két diploid zigóta, melyből auxospóra állapoton *(k)* át új kovavázas diploid egyed fejlődik *(a, b)* *(Soó* után módosítva*)*

tehát itt ún. *gamétás magfázis-cseréről* van szó. Ennek lényege az, hogy két ellentétes ivarjellegű, méretében megkisebbedett ún. vegetatív egyed (184. ábra, *a, b*) egymás közelébe kerülve, megfelelő környezeti viszonyok között meiotikusan (R!) osztódik (*h*). A létrejövő haploid magvak közül mindkét egyedben kettő-kettő degenerálódik (h_2), a megmaradók pedig kloroplasztiszt tartalmazó plazmával és burokréteggel körülvéve izogamétákká (h_1) alakulnak. Majd a két egyed kovapáncéljainak szétválása után az ivarilag különböző izogaméták plazmatikusan egybeolvadnak (citomixis; *i, j*) s a kariomixis befejeztével teljes értékű, diploid zigótát (k), ill. *auxospórát* hoznak létre; ebből új kétrészes kovapáncélképződéssel, a fajra jellemző méretű és felépítésű, diploid vegetatív egyed szerveződik (*a, b*).

Az egyedfejlődésnek e röviden vázolt (a magfázis-cserével összefüggő) folyamata mellett a kovamoszatok egyedszám-gyarapodása, ill. „szaporodása” nagyon gyakran más

módon („vegetatív osztódással" is végbemehet. A kovamoszatok vegetatív szaporodása úgy történik (184. ábra *c – g*), hogy a kovapáncél két, dobozszerűen szétnyíló felébe vándorolnak a szabályos sejtmag- és citoplazma-osztódás után képződött utódsejtek; azután mindegyik dobozfél kiegészül úgy, hogy mindig a régi fal lesz a külső, az új fal pedig a belső dobozrész. Ez azt eredményezi, hogy az egyik utódsejt, amelyiknek a belső dobozrész jutott, kisebb lesz az eredeti anyasejtnél. Az állandó méretcsökkenésnek a már ismertetett egyedfejlődési, ill. ivaros szaporodási folyamat vet véget.

A TELEPTESTŰEK HÁROM FŐ TÍPUSA

A röviden vázolt néhány példából láthatjuk, hogy már az egysejtűek körében is felismerhető az egyedfejlődés három alapvető iránya: a *haplonta*, az *intermédier*, és a *diplonta* szerveződés dominanciája. E hármas tendenciát szépen nyomon követhetjük a soksejtű, teleptestű növények számos képviselőjén.

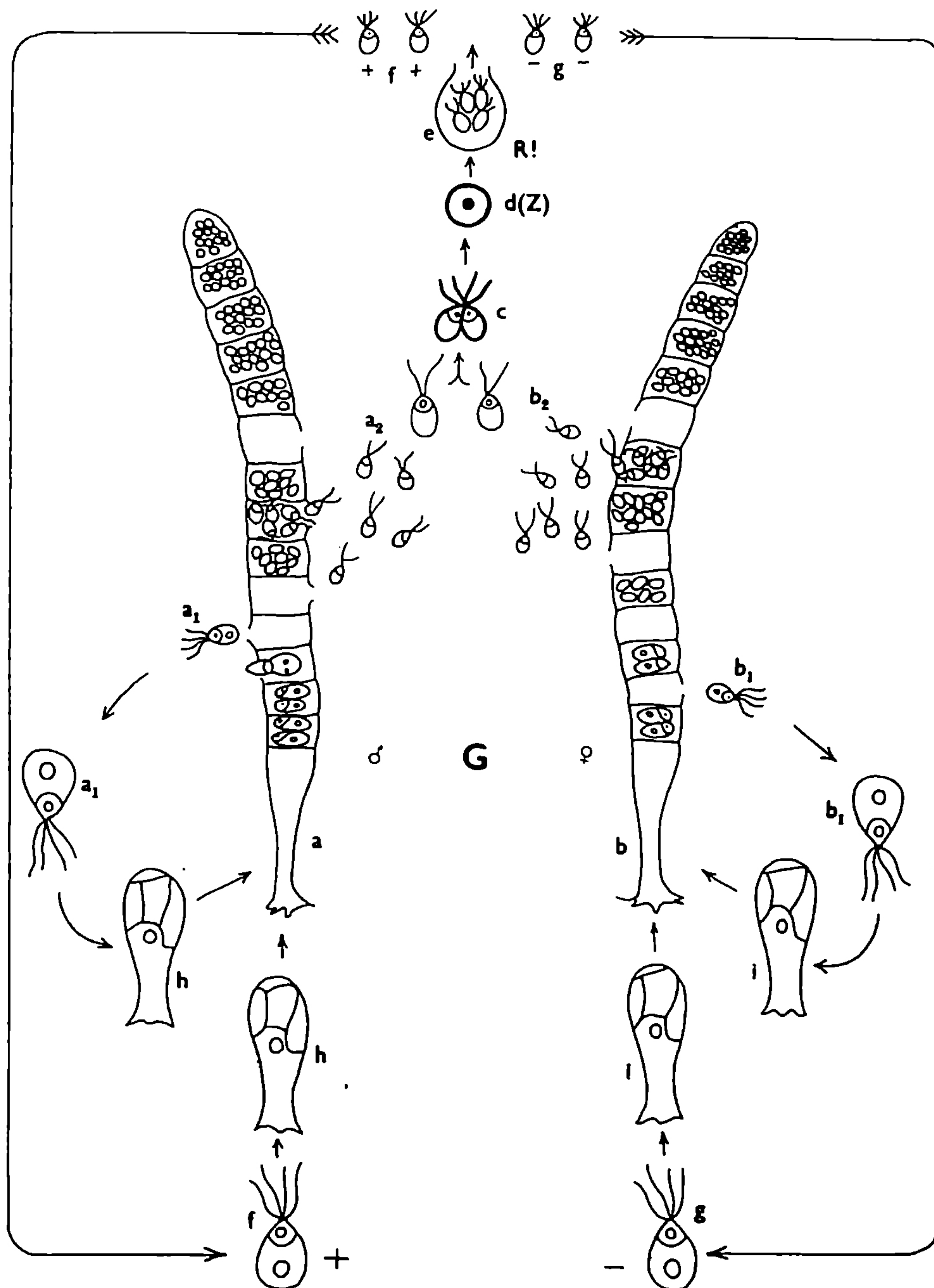
HAPLONTA SZERVEZŐDÉS

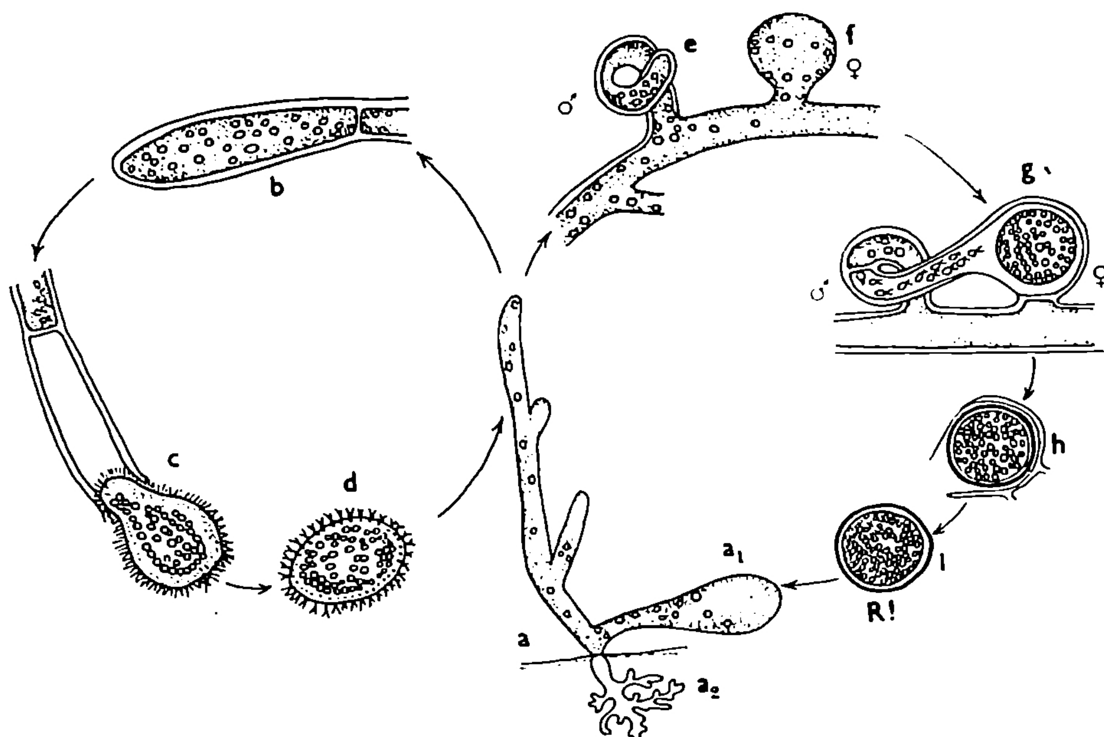
A soksejtes, teleptestű növények köréből először a haplonta jellegű, zigótás magfázis-cseréjű *Ulothrix* moszat viszonylag egyszerű egyedfejlődésének sajátos vonásaival ismerkedünk meg (185. ábra). A meiózissal keletkező, haploid, négyostoros, egy pigmentfoltos, alakban és méretben megegyező, de élettanilag különböző, azaz ivarjellegre, determinált (+, –) rajzóspórák, ill. ún. *homomeiospórák* (*f*, *g*) a vízben mozogva, majd megtapadva és mitotikusan osztódva soksejtű, el nem ágazó, zöld, fonalas testű, haploid gametofitont hoznak létre. Ezek egy része hím (+), más része női (–) ivarjellegű (*a*, *b*), de kezdetben mindegyik kizárólag vegetatív funkciót végez. Később egyes sejtek reproduktívvá válnak és mitotikus magosztódással részben ún. *mitospórák*at (a_1, b_1), mégpedig négyostoros mikro-, ill. makroplanospórákat, részben pedig – ugyancsak mitózissal – az egyed ivarjellegétől függően „pozitív" (+) vagy „negatív" (–) ivarértékű, kétostoros, egy pigmentfoltos ivarsejteket (izogamétákat, a_2, b_2) produkálnak és bocsátanak ki a környező vízbe. Ezek közül az ellentétes ivarúak egymáshoz közelednek, majd összeérve (*c*) egymásba olvadnak, s a magvak egyesülése után kialakul a diploid (2n) zigóta (d), amely bizonyos nyugalmi idő elteltével mint egysejtű meiosporangium (e) működik. Ebben meiotikus osztódással (R!) a már említett négyostoros meiospórák, a kétféle gametofiton szerveződését megindító, totipotens (+, –) szaporító elemek alakulnak ki. Új egyedek azonban (h, i, a, b,) létrejöhetnek a totipotens jellegű mitospórákból is. Végeredményben tehát a növényt

185. ábra. Ulothrix, sejtfonalas zöldmoszat egyedfejlődése vázlatosan; *a:* hímjellegű (+) gametofiton (G ♂), amely részben négyostoros haploid rajzospórákat *(a_1)*, részben kétostoros haploid izogamétákat (a_2) bocsát ki; *b:* női jellegű (–) gametofiton (G ♀), melyből szintén részben négyostoros haploid rajzospórák *(b_1)*, részben kétostoros, haploid izogaméták *(b_2)* lépnek ki; *c* = ellentétes ivarértékű (+, –) izogaméták egyesülése; *d:* diploid zigóta; *e* = a zigótából redukciós v. meiotikus (R!) osztódással létrejött két-két, ivarilag determinált, haploid izospóra (meiospóra) kilépés előtt *f*: izospóra (+); *g* = izospóra (–); *h* = fiatal hím gametofiton; *i* = fiatal női gametofiton

az alaki szerveződésben megegyező, kétlaki haploid gametofiton-test képviseli (valódi haplonta).

Ugyancsak tipikus haplonta, de ivarjellegre nem determinált izospórákból szerveződő, egylaki, polienergidás (sokmagvú) és elágazó fonalas gametofitonnal tűnik ki a *Vaucheria dichotoma* moszat (186. ábra). A haránt válaszfalakkal nem tagolt vegetatív testen helyen-





186. ábra. Vaucheria dichotoma moszat egyedfejlődése vázlatosan. *a* = a haploid meiospórából *(a_1)* kihajtó, haploid fonalas gametofiton, tapadó résszel (rizoidával, *a_2)*; *b:* fonalvégen, harántfal képződéssel keletkező sporangium; *c:* a sporangiumból kilépő, többmagvú, sokcsillangós szünzoospóra; *d*: haploid sejtmagvakat tartalmazó szünzoospóra, melyből új haploid gametofiton fejlődik; *e* = csavarodott, sokmagvú hím ivarszerv (antheridium): *f* = női ivarszerv (oogonium); *g* = megtermékenyítés; *h* = diploid zigóta a felnyílt oogoniumban; *i* = szabadra került zigóta, melyből meiotikus (redukciós, R!) osztódással azonos értékű haploid meiospórák (a_1) keletkeznek, melyek mindegyikéből monoikus (egylaki haploid fonalas *G* fejlődhet). *(Soó* nyomán*)*

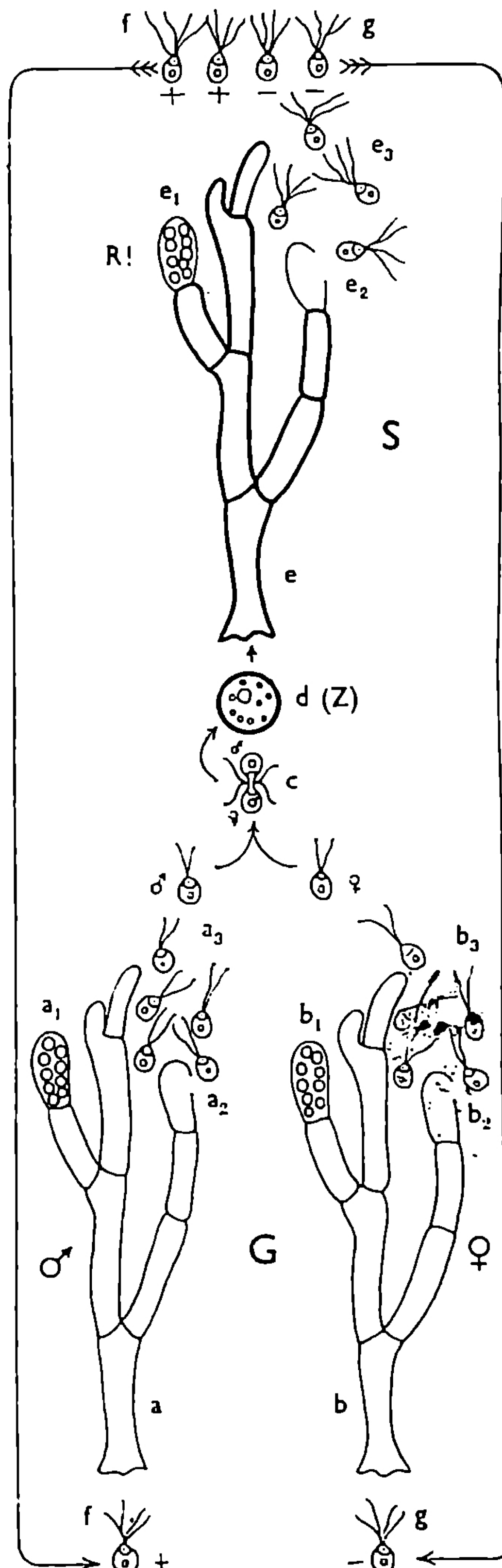
ként sejtfalképződéssel, egymáshoz közel egysejtű és sokmagvú, csavart, fonalas hím ivarszerv (antheridium; *e*), ill. gömb alakú női ivarszerv (archegónium vagy oogónium, *f*) differenciálódik, majd az antheridium az oogóniumhoz nő, és az érintkező sejtfalrészek felszívódása után a sokmagvas plazmatartalmát a női ivarszervbe juttatja (plazmogámia, *g*). Az így kialakult diploid zigótából (h) meiózissal (R!) teljesen azonos értékű, ún. izomeióspórák, azokból pedig új, egylaki, haploid gametofitonok képződnek. Hasonló jellegű egyedek azonban létrejöhetnek a fonalvégen lokalizált sporangiumból (b) kilépő többmagvú, sokcsillangós *szünzoospórák* (c, d) révén is.

INTERMÉDIER SZERVEZŐDÉS

A növényi egyedfejlődésnek valamivel magasabb fokát képviselik azok a *teleptestű szervezetek*, amelyeknek *magfázis-cseréjük intermédier*, tehát mind a meiospórákból, mind pedig a megtermékenyítéssel létrejött diploid zigótából először soksejtű vegetatív test alakul ki, amely (mindegyik) önálló életet él és bizonyos idő múlva rajta megfelelő szaporító szervek differenciálódnak. Ilyenkor már szabályos, többnyire *kétszakaszos egyedfejlődés*ről beszélünk, és megkülönböztetjük a gametofiton, ill. a sporofiton szakaszt. Attól függően, hogy a két szakaszban a vegetatív test, ill. a reproduktív szerv milyen felépítésű, azaz

külsőleg és belsőleg egyszerűbb vagy többé-kevésbé bonyolultabb (összetettebb) szerveződésű, – az egyedfejlődésnek változatos formái ismeretesek. Végső fokon két főcsoportba sorolhatók aszerint, hogy homomorf vagy heteromorf jellegűek.

Ezek közül mint legegyszerűbbet, a *homomorf vagy izomorf típust* említjük, s utalunk pl. a zöldmoszatokhoz tartozó *Cladophora* kétszakaszos egyedfejlődésére (187. ábra). Ivarjellegre determinált, haploid meiospóráinak egy részéből (f) hím jellegű, elágazó fonalas gametofiton (a), más részéből (g) női jellegű fonalrendszer (b) fejlődik, s ezeken, végálló, egysejtű (+, ill. –) gametangiumok (a_1, b_1) alakulnak. A bennük mitózissal létrejövő, kétostoros haploid hím- (+) és női (–) ivarsejtek – kiszabadulva – egymással egybeolvadnak (c), majd az ivarosan képződött, diploid zigótából (dz) először a sporofiton (S) diploid vegetatív teste (e) jön létre, amely alakilag hasonló a kétféle gametofitonhoz. A háromféle vegetatív test (G+, G–, S) között alaktani különbség tehát nincs; erre vonatkozik a homomorf vagy izomorf megnevezés. De a reproduktív funkció tekintetében a háromféle test nagyon is eltér egymástól, mert a két haploid gametofiton hím vagy női ivarsejteket, a diploid sporofiton pedig ugyancsak fonalvégen kialakuló, egyetlen sejtben (egysejtű sporangiumban; e_1) záró folyamatként meiózissal (R!) két-két, ivarjellegre determinált (+, –), kissé megnyúlt, négyostoros, haploid meiospórát vagy rajzóspórát hoz létre. Ezekből újból hím és női gametofiton szerveződik.

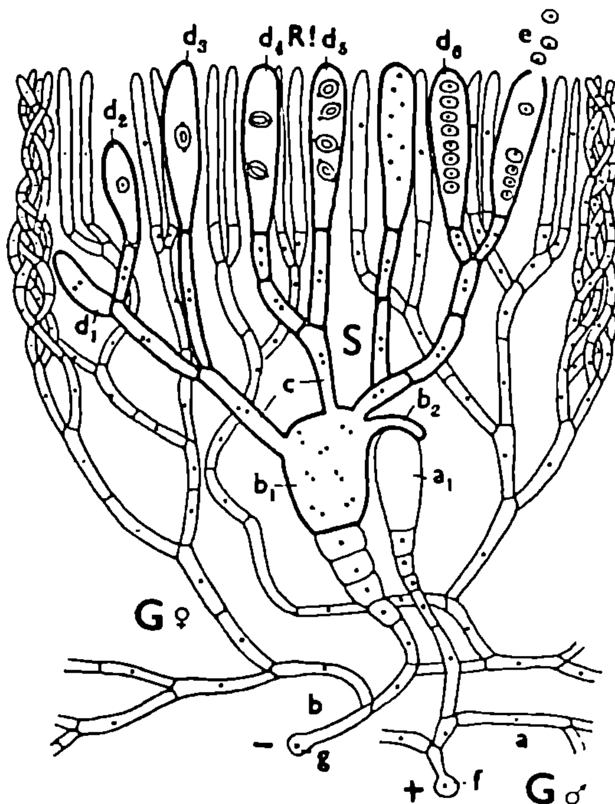


187. ábra. Cladophora sp. elágazó sejtfonalas zöldmoszat kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a* = hím jellegű haploid gametofiton (G ♂), fonalvégi zárt gametangiummal *(a_1)* és a felnyílt gametangiumból *(a_2)* kiszabadult, hím ivarértékű, kétostoros izogamétákkal *(a_3)*; *b* = női jellegű haploid gametofiton (G ♀), fonalvégi zárt gametangiummal *(b_1)* és a felnyílt gametangiumból *(b_2)* kiszabadult, női ivarértékű, kétostoros izogamétákkal *(b_3)*; *c:* ellentétes ivarértékű izogaméták egyesülése; *d:* diploid zigóta (Z); a zigótából kialakuló diploid sporofiton (S), melynek egyes fonalvégein differenciálódó sporangiumban *(e_1)* meiózissal (redukcióval, R!) nagy számban jönnek létre, a felnyílás után *(e_2)* szabadra kerülő, ivarilag determinált (+, –), négyostoros meiospórák *(e_3, f, g)*

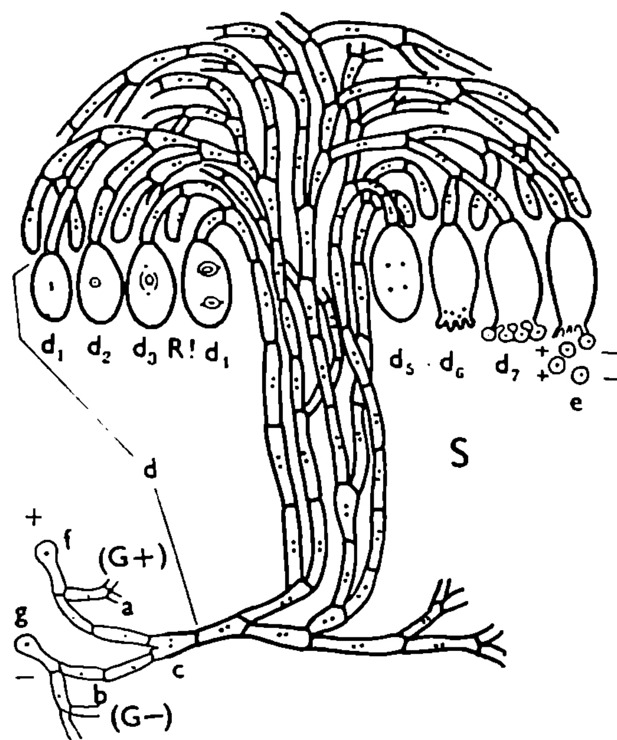
Mivel a *Cladophorán* a kétféle ivarszerv és a számos, ellentétes ivarjellegű gaméta (a *Vaucheriával* szemben) két külön vegetatív testen képződik, amelyek alakilag megegyeznek, ezért a gametofitont egyrészt kétlakinak *(dioikusnak)*, másrészt a két test azonos morfológiai sajátságai alapján *homotallikus*- vagy *homotalluszosnak* minősítjük.

Az izomorf-homotallikus jellegű egyedfejlődésnek számos képviselőjét megtaláljuk a magasabbrendű és szintén sejtfonalas szerveződésű gombák *(Eumycetes)*, elsősorban a tömlősgombák *(Ascomycetes)* körében is. Az izomeiospórás, tehát egylaki gametofitonos fajok mellett ugyanis előfordulnak homomeiospórás (kétlaki, homothalluszos) fajok is (188. ábra). Ezeknek ivarjellegre determinált, külsőleg azonos haploid homomeiospóráiból (*f*, *g*) részben hím (a), részben női (b), tehát kétlaki gametofiton (G) szerveződik. Ez gazdagon elágazó hím és női, haploidban azonos kialakulású és egymással olyan közös hifaszövedéket alkot, amelyben sejtenként csak egy mag található (ún. *monokarionos hifák)*. E micéliumban egyes hifák megnövekedő, végső sejtjéből sokmagvú hím ivarszerv, azaz *mikro-mitogametangium* (polienergidás antherídium; a_1) ,más hifák csúcssejtjéből pedig hólyag alakú, sokmagvú, párzófonalas női ivarszerv, vagyis *makro-mitogametangium* (polienergidás aszkogónium; b_1) alakul. Az antherídiumnak teljes plazmaanyaga bejut a párzófonalon (b_2) át az aszkogóniumba. A plazma egybeolvadása *(plazmogámia)* után azonban a kétféle ivarjellegű (+, –) magvak nem olvadnak egybe, hanem egy ideig csak párba állnak és páronként behatolnak az aszkogóniumból helyenként kinövő új sejtfonalkezdeményekbe, amelyekből további mag- és sejtosztódásokkal a sporofitont (S) képviselő *dikarionos*, tehát sejtenként kétmagvú sejtfonalrendszer (számos aszkogén hifa; c) jön létre, s ez a gametofiton kétféle, monokariotikus hifáival egységes szövedéket alkot.

Egyes dikarionos hifák megnövekedett, kétmagvú csúcssejtjében (d_1), ami a meiosporangium vagy aszkusz kezdeményének felel meg, bekövetkezik az ellentétes ivarú sejtmagvak egybeolvadása *(kariogámia)* (d_2), majd az így létrejött diploid sejtmag azonnal, meiózissal (R!) osztódik (d_3–d_5), és négy haploid meiospóra – ún. tetrameiospóra –, ill.



188. ábra. Kétlaki, homotallikus tömlősgomba (*Ascomycetes*) kétszakaszos egyedfejlődése vázlatosan. – *a* = haploid hím gametofiton (G ♂) hifarendszere, kiürült hím ivarszervvel (antheridiummal a_1); *b* = haploid női gametofiton (G ♀) hifarendszere, magpáros párzófonalas *(b₁)* női ivarszervvel (aszkogóniummal b_1); *c* = az aszkogóniumból megtermékenyítés (plazmogámia) után fejlődő és a sporofiton szakaszt (S) képviselő dikariotikus (sejtenként kétmagvú), diploid jellegű hifarendszer; *d:* a dikariotikus fonalak végén képződő, különböző fejlődési állapotban levő (d_1, d_2, d_3, R! d_4, d_5, d_6) aszkuszok; *e:* az aszkuszból kiszabaduló, ivarilag determinált aszkospórák; *f:* hím ivarjellegre determinált aszkospóra; *g* = női ivarjellegre determinált aszkospóra *(Stocker* nyomán*)*



189. ábra. Kétlaki homotallikus bazidiumos gomba (*Basidomycetes*) kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a* = haploid hím gametofiton (G +); *b* = haploid női gametofiton (G –); *c* = csúcssejtek egyesülése (plazmogámia); *d:* dikariotikus hifarendszerből felépülő diploid jellegű sporofiton (S) különböző fejlődési állapotban levő (d_1, d_2, d_3, R!, d_4, d_5, d_0, d_7) bazidiumokkal; *e:* a bazidiumról leváló ivarilag determinált haploid bazidiospórák; *f:* hím ivarjellegre determinált bazidiospóra (+); *g:* női ivarjellegre determinált bazidiospóra (–)

további egyszeres mitózissal (tehát posztmeiotikus mitózissal) legtöbbször nyolc aszkospóra ún. polimeiospóra, keletkezik (d_0); közülük négy az egyik (+), s négy a másik (–) ivarjelleget képviseli (e, f, g).

E példánkban megismertük a növényi egyedfejlődés és testszerveződés egyik érdekes és sajátos típusát, amelyben *a kétféle haploid gametofiton és a diploid sporofiton vegetatív teste lényegében nemcsak azonos morfológiai felépítésű (sejtfonal), hanem teljesen egymásba fonódva, egységes szervezetet alakít ki.*

Nagyon érdekes és több tekintetben eltér az előbbi típustól a magasabbrendű gombák másik nagy csoportjához, a *bazidiumos gombák*hoz (*Basidiomycetes*-hez) tartozó, közismert kalapos gombák egyedfejlődésének két szakasza. Megegyezés elsősorban abban mutatkozik, hogy mind a haploid kétlaki (homotalluszos) gametofiton (G), mind a diploid sporofiton (S) szabálytalanul elágazó monokarionos, egymagvú, ill. dikarionos, magpáros, sejtfonalakból szerveződik (189. ábra). A fejlődésmenetben mutatkozó eltéréseket és a két szakasz egymáshoz való viszonyát legkönnyebben úgy érthetjük meg, ha az alakra és méretre egyforma, de ivari determináltság szempontjából különböző ún. homomeiospórákból, vagyis a +, – bazidiospórákból (f, g) kiindulva végigkísérjük az egyedi ciklus egymásutánját. A vázlatos ábrán jól látható, hogy a bazidiospórákból alakuló kétlaki gametofiton (a, b) monokarionos hifái nem fejlesztenek sem hím, sem női ivarszerveket, hanem az ellentétes ivarjellegű gametofitonok egymás közelébe kerülve a vegetatív test (micélium) egyes hifáinak egymagvú, csúcssejtjei, azaz egyszerű vegetatív sejtek egyesülnek (*szomatogámia;* c) De az egyesülő plazmában a magvak nem olvadnak össze, hanem párban maradnak, majd a továbbiakban külön-külön osztódnak és így a sajátos, ún. *csattképződéses sejtfonalgyarapodás*sal létrejövő diploid jellegű, dikariotikus hifarendszer (sporofiton, S) minden sejtjében egy-egy magpár foglal helyet, amelynek tagjai ellentétes ivarértékűek (d). A kalapos gombák sporofitonjának vegetatív micéliumában és reproduktív testrészében – többnyire tönkre és kalapra tagolódó termőtestében – a dikariotikus hifarendszer

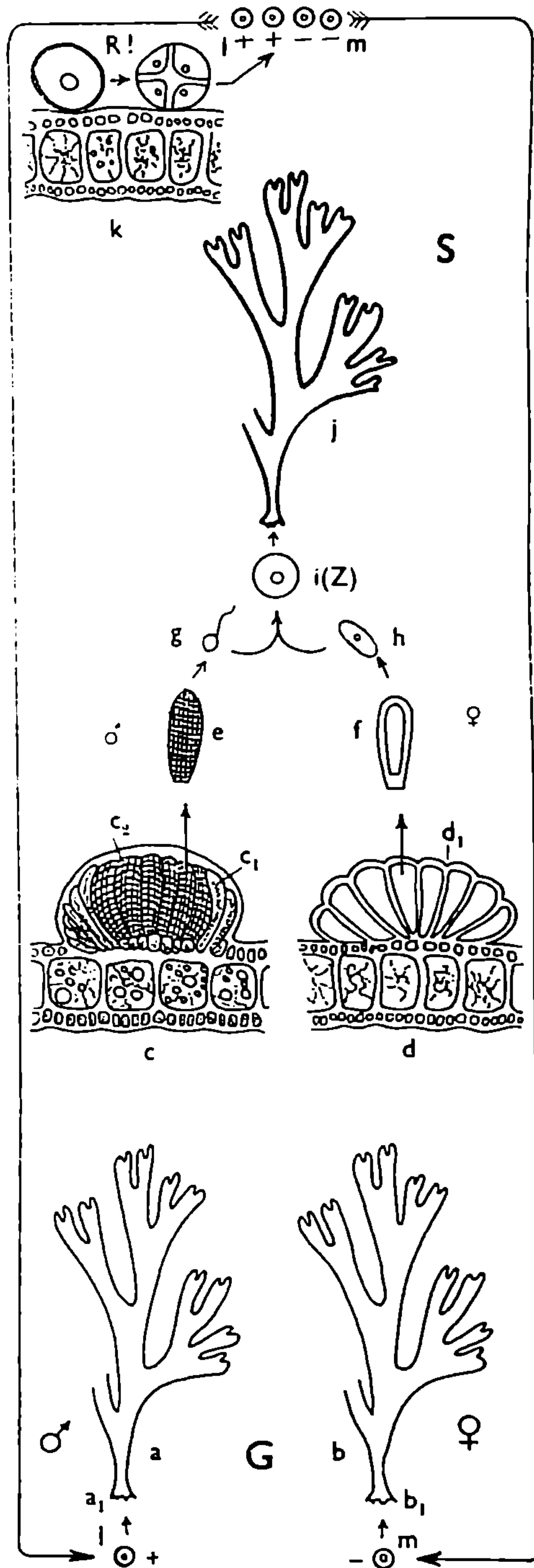
nem fonódik össze a gametofiton monokariotikus hifáival, mint a tömlős gombákban, hanem az teljes egészében a sporofiton szakaszt képviseli. A magpárok tagjai a kalap lemezeiben vagy csöveiben egyes hifa csúcssejtekből alakuló, sporangium értékű bazidiumokban (d_1, d_2) olvadnak össze diploid maggá (d_2), amely azonnal meiotikusan osztódik (d_3, d_4, d_5), s a négy haploid sejtmagból egy-egy a sarjadzással képződő meiospórákba, ill. bazidiospórákba (d_6, d_7) jut. A négy bazidiospóra (e) ivarilag determinált, azaz kettőből pozitív (hím), kettőből negatív (női) ivarjellegű gametofiton alakul, s ezzel új, kétszakaszos izomorf-homotalluszos egyedfejlődési ciklus kezdődik.

Izomorf-homotalluszos egyedfejlődéssel azonban nemcsak a sejtfonalas szerveződésű zöldmoszatok (pl. *Cladophora*) és a többsejtű gombák körében találkozunk, hanem a belsőleg differenciáltabb testű barnamoszatok között is előfordulnak ilyen típusok. Így pl. utalunk a tengerben, partközelben élő, tenyérnyi nagyságú, sokszorosan villásan elágazó, lemezes testű *Dictyota dichotomára* (190. ábra); ennek három-sejtrétegű (egyszerű szövetekből felépülő) vegetatív telepei – akár a haploid hím, ill. női gametofitont (G ♂; G ♀), akár a diploid sporofitont (S) képviselik – teljesen azonos kialakulásúak. Az egyedfejlődésileg háromféle értékű, de megegyező külsejű vegetatív testet a rajtuk képződő szaporító szervek, ill. szaporító sejtek alapján lehet elkülöníteni. A hím ivarjellegűre determinált (+) haploid meiospórából szerveződő hím gametofitonon (a), helyenként a lemez felületi sejtrétegéből (c) csoportosan plurilokuláris (többüregű) antheridiumok (c_2) fejlődnek, amelyeket oldalról megnyúlt, sterilis sejtek öveznek. Az antheridium (e) minden egyes üregéből – sejtfalfelszívódás révén – egy-egy hímivarsejt (egyostoros mikrogaméta) jut ki a vízbe. A női ivarjellegre determinált (–) haploid meiospórából, sokszoros (mitotikus) osztódással kialakuló női gametofitonon (b) szintén csoportosan, de sterilis sejtek nélkül szerveződnek az egy-egy nagy petesejtet (ostor nélküli makrogamétát) tartalmazó archegóniumok, ill. oogóniumok (d, d_1, f). A megérett, ostor nélküli barna petesejt az oogónium felrepedése után a környező vízbe kerül és ott következik be a megtermékenyítés. Megfigyelték, hogy a kétféle ivarszerv – a mikro- és makrogametangium – csak a nyári hónapokban alakul ki, és az ivarsejtek kibocsátása, amelyre a hold- és napfény egyaránt befolyással van, havonta csak két napig tart, és mindig a világosodás utáni első órában következik be. A vízben végbemenő megtermékenyítés eredményeként diploid zigóta (i, z), majd ebből a sporofiton (S) villásan elágazó vegetatív teste jön létre (j). Ezen azután gömbölyű, unilokuláris meiosporangiumok (K) és bennük meiózissal (R!) a már említett (ivarjellegre determinált) két-két, ostor nélküli meiospóra, majd ezekből új gametofitonok keletkeznek, ill. új egyedfejlődési ciklus kezdődik.

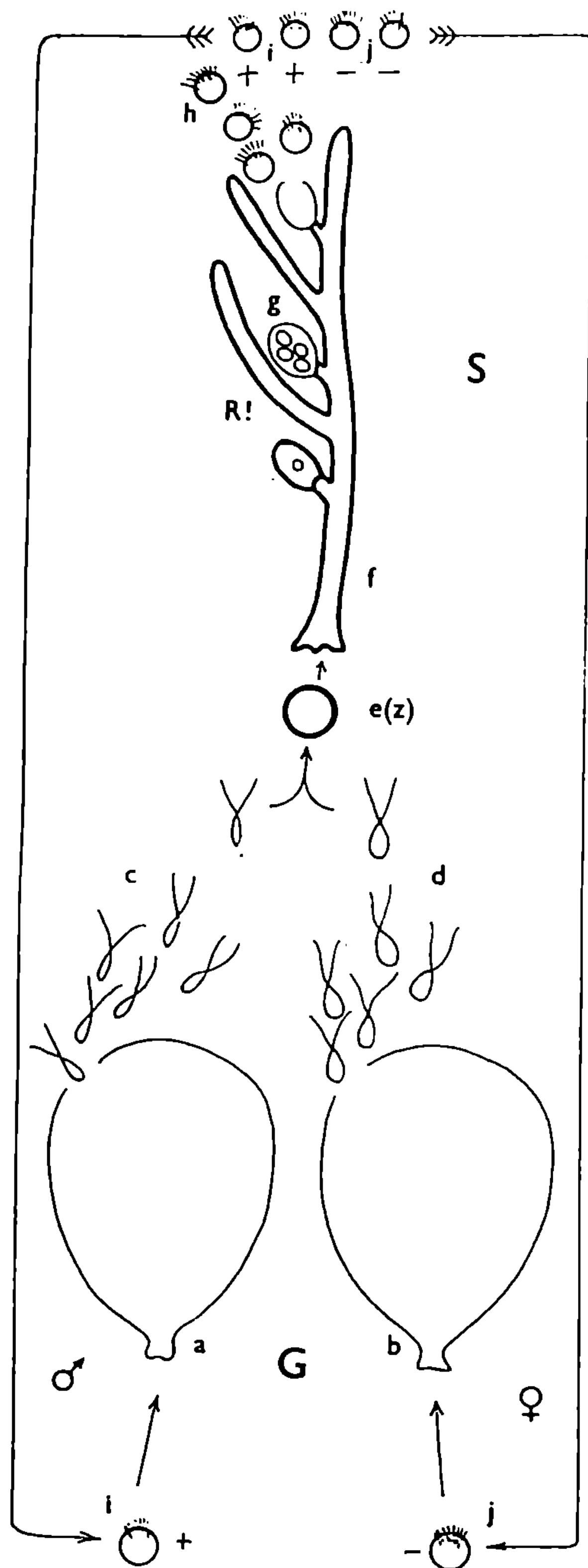
A kétszakaszos egyedfejlődésnek az eddigieknél differenciáltabb formája az, amelyben a haploid gametofiton alakilag és esetleg méretében is különbözik a diploid sporofitontól. Ez a *heteromorf vagy dimorf egyedfejlődés*. Ez esetben lehetséges, hogy az ivarilag determinált haploid homomeiospórákból kialakuló kétlaki (dioikus) gametofiton mindkét tagja azonos alkatú (homotalluszos), de egyszerűbb felépítésű, mint a sporofiton vegetatív teste. Így látjuk ezt pl. a zöldmoszatokhoz tartozó egyik tömlős moszatnak, a *Halicystis ovalis*-nak az egyedfejlődésében (191. ábra). Hím és női gametofitonja (a, b) egyaránt egy rövid tapadó részből és egy kb. 1,5 cm nagyságú, gömbszerű, sokmagvú fejecskéből áll. A kétféle gametofitonból kilépő kétostoros ivarsejtek, tehát a hím és női gaméták azonban nem egyformák, vagyis ún. anizogaméták. A hímivarsejtek (c) kisebbek, ezért mikrogamétáknak nevezik őket. A nagyobb méretű női ivarsejtek (d) pedig a makrogaméták. A vízben bekövetkező megtermékenyítés után, a diploid zigotából (e, z) kialakuló diploid sporofiton (S) vegetatív teste (f) fonalas szerveződésű, szabálytalanul elágazó, tehát valamivel differenciáltabb, mint a gametofiton; részben ez az oka annak, hogy sokáig külön fajként (*Derbesia* sp.) írták le. Helyenként, rövid nyúlványokon egysejtű unilokuláris spo-

rangiumok (g) fűződnek le rajta, s ezekben meiózissal (R!) négy, sokcsillangós homomeiospóra (i, j) jön létre, s ezzel zárul az egyedfejlődési ciklus, ill. új ciklus kezdődik.

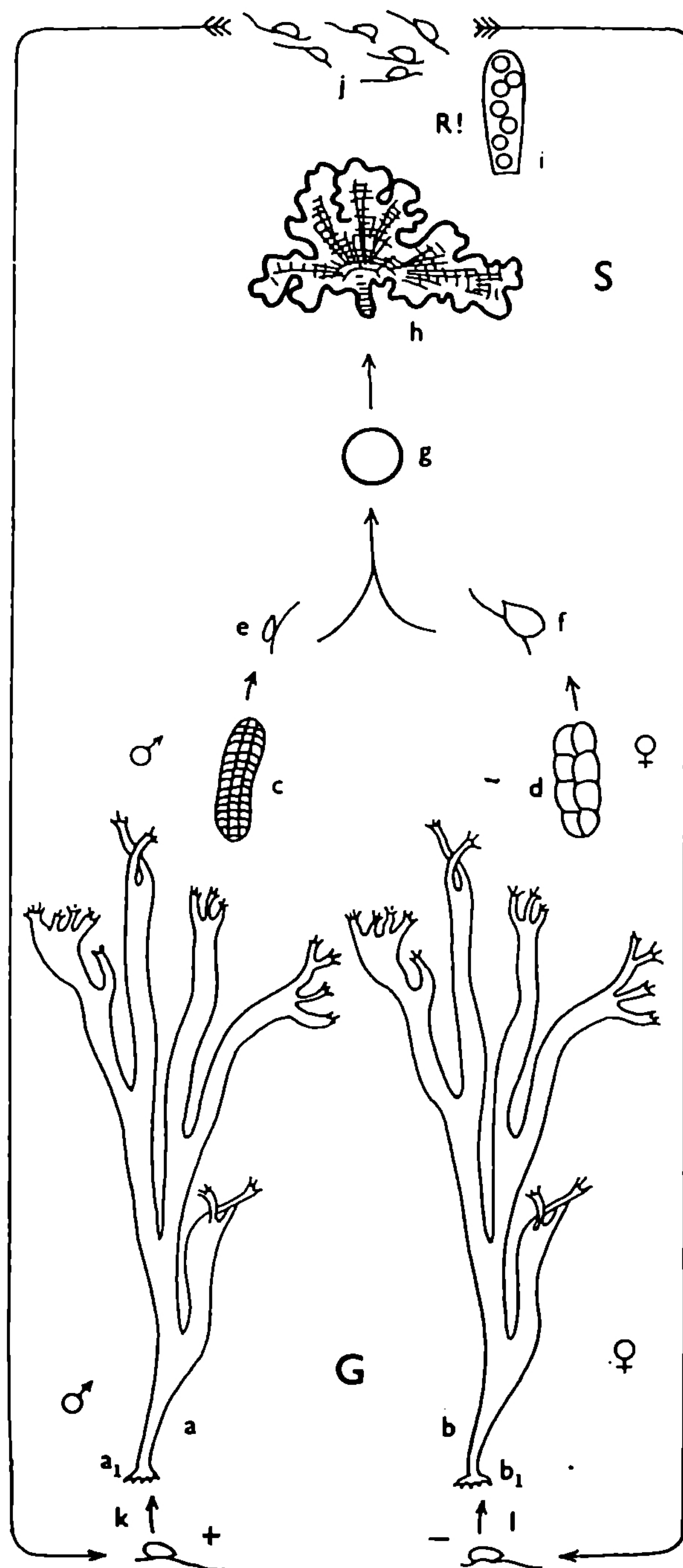
Hasonlóan heteromorf és homotalluszos szerveződésű, a barnamoszatok körébe tartozó, melegebb tengerekben élő *Cutleria multifida* is. Ennek a szervezetnek azonban a tenyérnyi nagyságú, hím és női gametofitonja a differenciáltabb (sokszorosan, villásan elágazó, felegyenesedő, lemezes telep), míg sporofitonja egyszerűbb felépítésű, ill. kisebb méretű, gyengén tagolt, lapos test (192. ábra). Miután itt sem tudták hosszú ideig, hogy milyen összefüggésben van egymással a két különböző alakú és méretű test, az egyszerűbbet külön fajnak (*Aglaozonia* sp.) tekintették mindaddig, míg fel nem fedezték a *Cutleria* teljes (kétszakaszos) egyedfejlődését. Egyébként a növény homotallikus hím és női gametofitonja (a, b) tapadó résszel (a_1, b_1) rögzíti magát, és egyrészt a mikrogametangiumokban kisebb, kétostoros hímivarsejteket (e), másrészt a makrogametangiumokban nagyobb, kétostoros női ivarsejteket (f) termel (ún. *anizogámia)*. A sporofiton egysejtű unilokuláris sporangiumában pedig meiózissal – kétostoros homomeiospórák keletkeznek.



190. ábra. Dictyota dichotoma barnamoszat kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a* = villásan elágazó haploid hím gametofiton, tapadókoronggal (a_1); *b:* villásan elágazó haploid női gametofiton, tapadókoronggal (b_1); *c:* hím gametofiton telepkeresztmetszetének mikroszkópi képe, steril sejtekből (c_1) körülvett anteridium csoporttal (c_2); *d* = női gametofiton telepkeresztmetszetének mikroszkópi képe, oogonium csoporttal (d_1); *e* = egy plurilokuláris antheridium; *f:* egyetlen petesejtet tartalmazó unilokuláris oogonium; *g:* egycsillangós hímivarsejt (spermatozoida); *h* = csillangó nélküli női ivarsejt (petesejt); *i:* a haploid heterogaméták egyesülése után kialakult diploid zigóta (Z); *j:* a zigótából létrejövő diploid sporofiton (S); *k* = a sporofiton telep keresztmetszetének mikroszkópi képe, két különböző állapotú tetrasporangiummal (R! = redukció); *l* = hím jellegre determinált (+), csillangó nélküli haploid meiospórák; *m* = női jellegre determinált (–), csillangó nélküli haploid meiospórák



191. ábra



192. ábra

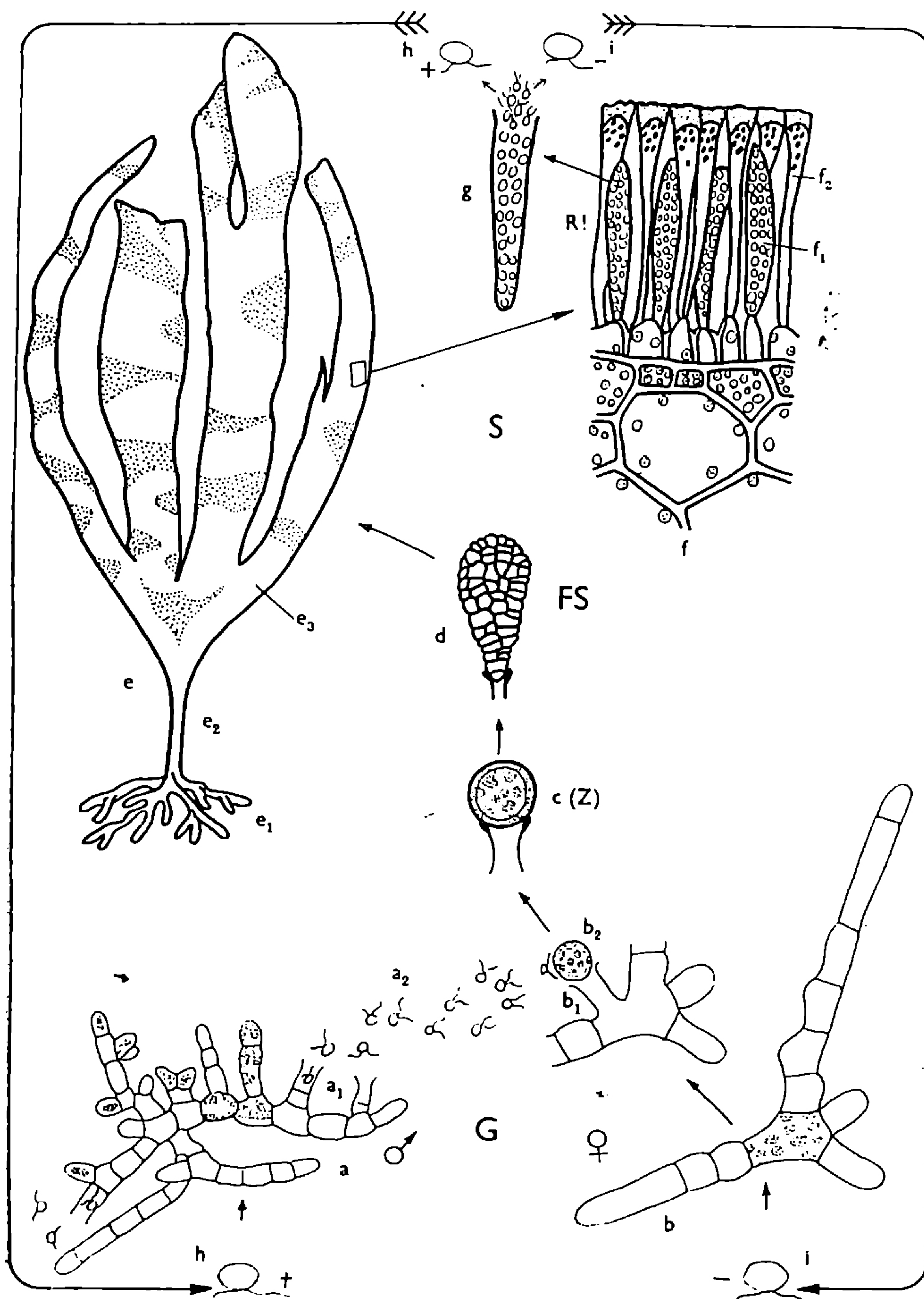
A barnamoszatok kétszakaszos heteromorf egyedfejlődésében további differenciálódás következik be annak folytán, hogy egyrészt a sporofiton külsőleg *határozott testtájakra* (rhizoid, e_1, kauloid, e_2 filloidra, e_3) *tagolódik* és belsőleg sajátos, egyszerű szövetekből épül fel, másrészt a kétlaki gametofiton hím és női tagja méreteiben eltér egymástól *(heterotalluszos gametofiton)*. E viszonyok jól tükröződnek a tengeri *Laminaria* fajok egyedfejlődésében (193. ábra). Míg sporofitonjuknak (S) erősen tagolt, ún. gyökérszerű (e_1), szárszerű (e_2) és levélszerű (e_3) részből álló vegetatív teste az 1 m-t is meghaladja, addig a hím és női gametofitonjuk (♂ G, ♀ G) törpe marad és kevés sejtből felépülő, csak mikroszkópban látható, elágazó sejtfonalként jelenik meg. Mint említettük, a kétféle gametofiton vegetatív teste is eltérő, mert a hím gametofiton (a) jobban elágazó és sejtjei kisebbek, a női gametofiton (b) alig ágazik el és sokkal nagyobb sejtekből áll. E jelenséget *ivari kétalakúság*nak *(szexuális dimorfizmus*nak) is nevezik. Jellemző még, hogy az egysejtű hím ivarszerv (antheridium), (a_1) csupán egyetlen kétostoros hímivarsejtet, mikrogamétát vagy spermatozoidát (a_2), a női ivarszerv (oogónium, b_1) pedig egyetlen, mozgásszerv (ostor) nélküli női ivarsejtet, makrogamétát vagy petesejtet (b_2) hoz létre, amely a felnyíló, egysejtű női ivarszervből, ún. oogóniumból kijutva többnyire annak csúcsán marad, s ott folyik le a megtermékenyítés. A diploid zigótából (c, Z) mitotikus osztódással embrió (fiatal sporofiton; d, FS) jön létre, majd ennek további szerveződéséből alakul ki az erősen tagolt, nagy testű, diploid sporofiton (S). Ez együregű sporangiumokban (f_1, g), meiózissal kétostoros, ivarilag determinált, haploid homomeiospórákat (h, i) produkál. Ezek a mikrosporangiumból kijutva új, mikroszkopikus méretű hím, ill. női gametofitonná (h, b) szerveződnek.

A teleptestű növények körében eléggé általánosan elterjedt (s az előzőkben vázolt) kétszakaszos egyedfejlődés mellett *ritkán előfordul háromszakaszos életciklus is*, amelyet elsősorban a vörösmoszatok több nemzetségében figyelhetünk meg. Példaként kövessük nyomon a tengerben élő *Ceramium* egyedfejlődését.

A 194. ábrán vázlatosan mutatjuk be az egymást követő három szakasz fejlődésalaktani viszonyait. Mint látható, a mozgásszerv nélküli homomeiospórák (i, j) egy részéből hím- (+), más részéből női (–) gametofiton (G) alakul ki. Vegetatív testük (a, b) egymáshoz hasonló, gazdagon elágazó, „kéregsejtekkel" körülvett sejtfonalas rendszer (homotalluszos szerveződés). Az egyiknek az egysejtű hím gametangiumaiból (a_1) egy-egy, mozgásszerv nélküli, haploid hím gaméta (a_2) lép ki és jut el a másik gametofitonon kialakuló, palack alakú női gametangiumban (ún. *karpogónium*, b_1) levő egyetlen gamétához, vagyis

◀ *191. ábra. Halicystis – Derbesia* zöldmoszat kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a:* haploid hím gametofiton (G ♂); *b:* haploid női gametofiton (G ♀); *c:* haploid kétcsillangós hím gaméták; *d:* haploid kétcsillangós női gaméták; *e:* a heterogaméták egyesüléséből kialakuló diploid zigóta (Z); *f:* a zigótából mitotikus osztódással szerveződött, elágazó, fonalas, diploid sporofiton (S); *g:* sporangium, meiózissal (R!) létrejött négy fiatal haploid meiospórával; *h:* a felnyílt sporangiumból kiszabadult, ivarjellegre determinált meiospórák; *i:* hím, *j:* női ivarjellegre determinált meiospóra

◀ *192. ábra. Cutleria – Aglaozonia* barnamoszat kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a:* villásan elágazó haploid hím gametofiton (G ♂), tapadókoronggal (a_1); *b:* villásan elágazó haploid női gametofiton (G ♀), tapadókoronggal (b_1); *c:* plurilokuláris mikrogametangium (hím ivarszerv); *d:* plurilokuláris makrogametangium (női ivarszerv); *e:* kisméretű, kétcsillangós haploid mikrogaméta (hímivarsejt); *f:* nagyméretű, kétcsillangós haploid makrogaméta (női ivarsejt); *g:* a heterogaméták egyesüléséből alakult, diploid zigóta (Z); *h:* a zigótából, lemezesen szerveződő diploid sporofiton (S); *i:* sporangium, meiotikus osztódás (R!) után kialakult fiatal spórákkal; *j:* a sporangiumból szabadra került, ivarilag determinált, haploid, kétcsillangós izospórák; *k:* hím ivarjellegre determinált izospóra; *l:* női ivarjellegre determinált izospóra (191–192. ábra: *Harder* nyomán)



h
+
i
g
R!
f2
f1
S
f
FS
d
e3
e
e2
e1
c (Z)
b2
a2
b1
a1
G
♂
♀
a
b
h
+
i

a petesejthez (b_2). Megtermékenyítés után a diploid zigóta (Z) helyben marad, s mitotikus osztódással tovább szerveződve (d) létrehozza az egyedfejlődés második szakaszát képviselő, a női gametofitonnal együtt maradó, sejtfonalas szerveződésű, diploid *karposporofitont* (KS), más szavakkal: a sporogén fonalakat. Ez egysejtű sporangiumokban mitózissal képződő, totipotens szaporító sejteket, diploid mitospórákat, ún. karpospórákat (e) bocsát ki a környező vízbe. A mozgásszerv nélküli karpospórából – mitotikus osztódásokkal – a kétféle gametofitonhoz hasonló alakú és méretű, diploid magfázisú vegetatív test (f), a harmadik egyedfejlődési szakaszt képviselő *tetrasporofiton* (TS) alakul ki. Ennek sejtfonal-rendszerén (g) helyenként egysejtű sporangiumok (g_1), szerveződnek, amelyekben, meiózissal (a kromoszómák számának redukciójával, R!) négy, ivarjellegre determinált, haploid meiospóra – ún. tetraspóra (g_2, h, i, j) – jön létre. Kihullásuk után új kétlaki gametofiton képződik belőlük, s ezzel új egyedfejlődési ciklus veszi kezdetét.

Amint láttuk, ebben a háromszakaszos egyedfejlődésben, az első és a harmadik szakaszhoz tartozó vegetatív testrendszer (G, TS) azonos felépítésű (izomorf), míg a második szakaszt képviselő karposporofiton (KS) sokkal egyszerűbben és eltérően szerveződik. Itt tehát ugyanazon cikluson belül az izomorfia és a heteromorfia egyaránt előfordul, azonkívül a kétféle sporofiton (KS, TS) spórája között is jelentős különbség van, mert a karpospóra mitózissal létrejövő, diploid értékű (2n) és ivarjellegre nem determinált mitospóra, a tetraspóra pedig meiózis útján keletkező, ivarilag determinált haploid (n) meiospóra. – Megjegyezzük, hogy a vörösmoszatok törzsébe *(Rodophyta)* tartozó fajok legtöbbjének egyedfejlődése a *Ceramium*éhoz hasonló, de a vegetatív test felépítése sok esetben bonyolultabb (l. a III. fejezetben); egyes fajoknál pedig (pl. Batrachospermum) csupán két szakaszra, gametofitonra és karposporofitonra tagolódik. Ez utóbbin keletkező karpospórák nem diploidok, mint a *Ceramium*on, hanem meiózissal (R!) jönnek létre, tehát haploidok és belőlük közvetlenül gametofiton szerveződik.

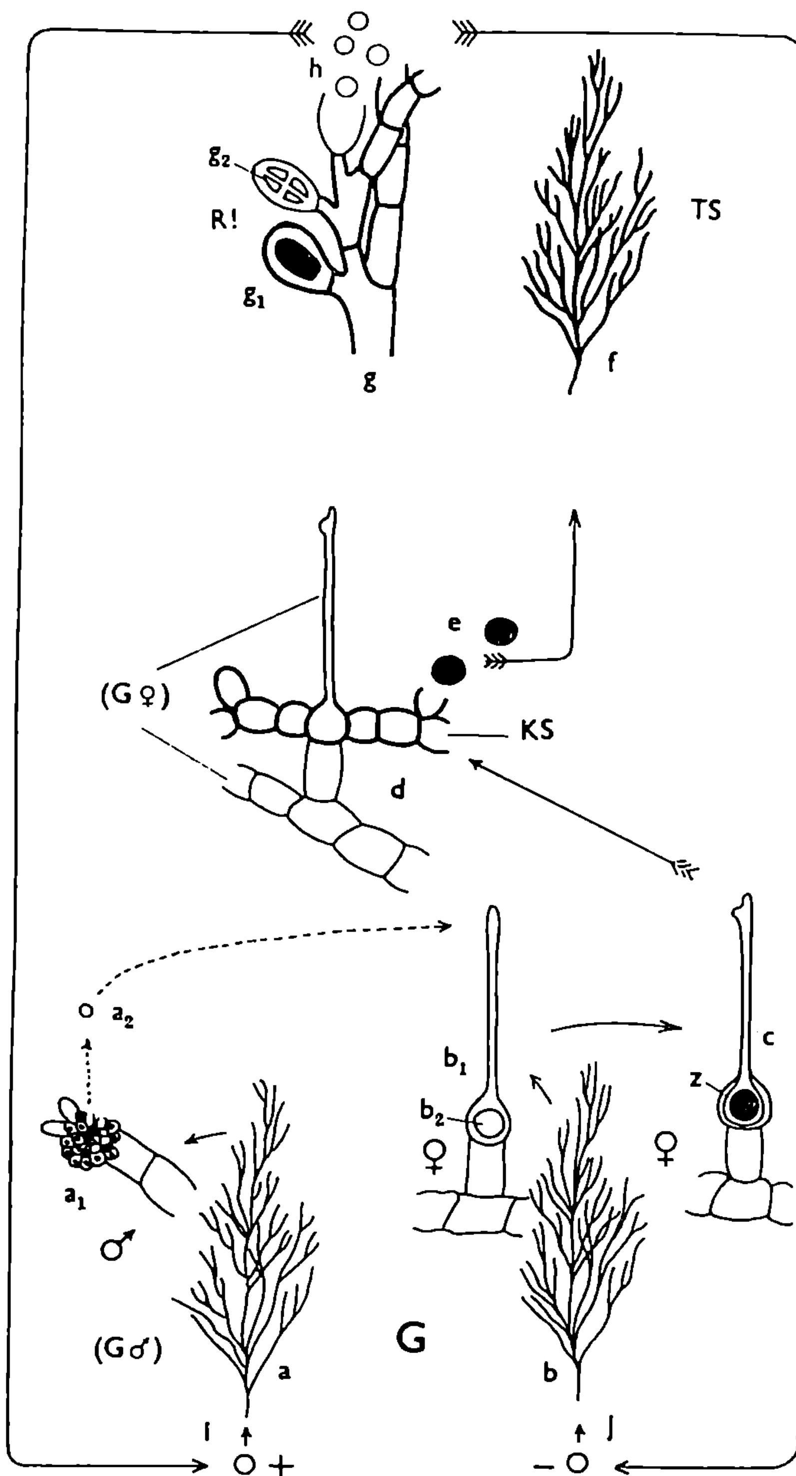
DIPLONTA SZERVEZŐDÉS

Amint az egysejtűek körében, úgy a teleptestűek világában is megtalálható – bár ritkaságszámban – a diplonta szerveződés néhány tipikus képviselője (utalunk a barnamoszatok törzsébe tartozó, hideg tengerek partközelében élő, villásan elágazó *Fucus*-félékre). Testük nemcsak külsőleg, hanem belső felépítésében is differenciált, és mind a vegetatív, mind a heteromeiospórákat létrehozó reproduktív rendszerük diploid (2 n) fázisban van, s a sporofiton szakasznak felel meg; tipikus gametofitonjuk nincs, a haploid fázis (n) kizárólag a gamétákra, tehát a hím és női ivarsejtekre korlátozódik. Így itt típusos

◀ *193. ábra. Laminaria* barnamoszat kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan – *a:* sejtfonalas szerveződésű, haploid hím gametofiton (G ♂), fonalvégi egysejtű hím gametangiummal (a_1) és kiszabadult két oldalsó csillangós hímivarsejtekkel (a_2); *b:* sejtfonalas szerveződésű, haploid női gametofiton (G ♀), fonalvégi, egysejtű női gametangiummal v. oogoniummal (b_1) és megtermékenyítés előtt álló női ivarsejttel (b_2); *c:* a heterogaméták egyesüléséből kialakuló diploid zigóta (Z); *d:* zigótából fejlődő fiatal, diploid sporofiton, ill. embrio (FS); *e:* kifejlett, erősen tagolt sporofiton (S), gyökérszerű (e_1), szárszerű – (e_2) és levélszerű – (e_3) résszel; *f:* sporofiton telepkeresztmetszet-részlet mikroszkópi képe sporangiumokkal (f_1) és közöttük sterilis sejtekkel (f_2); *g:* felnyílt unilokuláris sporangium, számos kiszabaduló, ivarilag determinált, két oldalsó csillangós izospórával; *h:* hím ivarjellegre (+) determinált izospóra; *i:* női ivarjellegre (–) determinált izospóra

kétszakaszos egyedfejlődésről nem beszélhetünk, hanem a diploid sporofiton teljes dominanciájáról van szó.

Az eddigiekben megismerkedtünk az egysejtűek, de főleg a teleptestűek egyedfejlődésének legáltalánosabb típusaival, törvényszerűségeivel, s az egyes típusok közötti megegyezésekkel és eltérésekkel. Végeredményként megállapítható, hogy egy-egy egyedfejlődési típus általában nincs egy-egy nagyobb rokonsági egységhez kötve, és ugyanazon rokonsági körben (pl. a zöld- vagy a barnamoszatok közt) egyszerűbb és differenciáltabb típusok egyaránt előfordulnak, amiből arra lehet következtetni, hogy



194. ábra. Ceramium vörösmoszat háromszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan – *a:* elágazó, fonalas, haploid hím gametofiton (G ♂); a_1: hím gametangiumok felnagyítva, hímivarsejtekkel; a_2: csillangó nélküli hímivarsejt; *b:* elágazó, fonalas, haploid női gametofiton (G ♀); b_1: női gametangium felnagyítva, az egyetlen női ivarsejttel (b_2); *c:* női gametangium a megtermékenyített női ivarsejttel, azaz a diploid zigótával (Z); *d:* a női gametofitonon maradt zigótából szerveződő, fonalas, diploid karposporofiton (KS); *e:* mitózisos osztódással létrejött diploid karposporák; *f:* a karposporából alakuló, diploid tetrasporofiton (TS), a harmadik egyedfejlődési szakasz; *g:* nagyított fonalrészlet, tetrasporangiummal (g_1), amelyben meiotikus osztódással (R!) jönnek létre a haploid meiospórák, ill. tetraspórák (g_2); *h:* a felnyílt sporangiumból szabadra került, ivarilag determinált, csillangó nélküli tetraspórák; *i:* hím ivarjellegre determinált (+) tetraspóra; *j:* női ivarjellegre determinált (—) tetraspóra

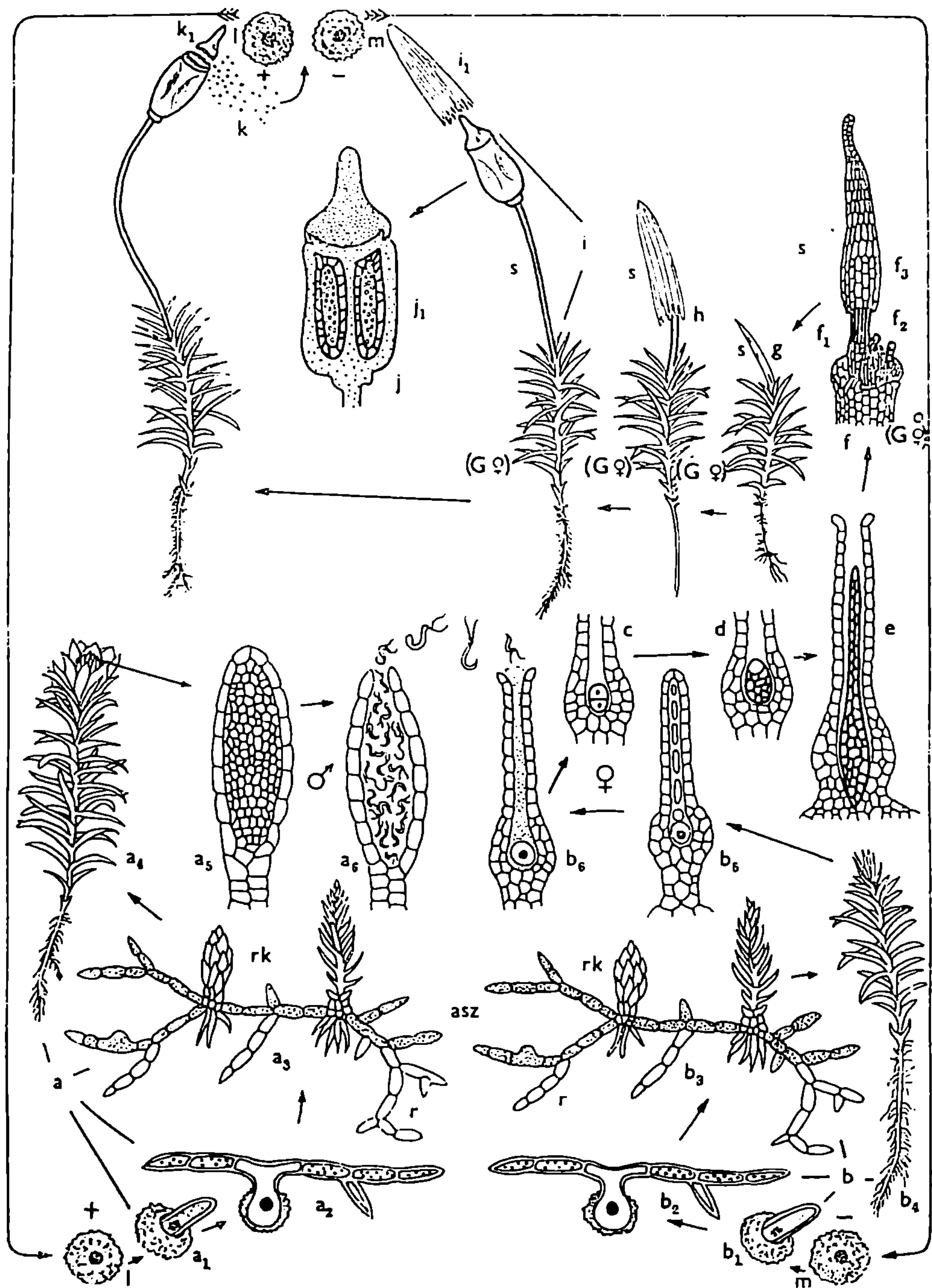
a különböző típusok a teleptestűek fejlődéstörténete során párhuzamosan alakultak ki az egyes nagy rokonsági kategóriákban.

A teleptestűekhez elvileg hasonló és nagyon változatos, de részben más jellegű a mohák és a szárazföldi életmódhoz történt alkalmazkodás folytán létrejött tipikus hajtásos növények (harasztok, nyitva- és zárvatermők) egyedfejlődése. E növények egyedi ciklusában általánosan az a tendencia nyilvánul meg, hogy az eredetileg vízi életmódhoz alkalmazkodott gametofiton (G) a fejlődéstörténet során mind jobban redukálódik, majd önállóságát elvesztve az egyre fejlettebb és a szárazföldi életre berendezkedett sporofiton (S) testében alakul ki.

A LOMBOSMOHÁK EGYEDFEJLŐDÉSE ÉS TESTSZERVEZŐDÉSE

A kétszakaszos egyedfejlődés egységességét, fejlődésalaktani összefüggéseit és egyben egyik sajátos típusát legkifejezőbben a lombosmohák tükrözik. Ezért a következőkben kissé részletesebben követjük nyomon egy heteromorf szerveződésű, kétlaki homotalluszos gametofitonú lombosmoha egyedi fejlődésmenetét (195. ábra). Legcélszerűbb az ivarjellegre determinált, egymagvú, haploid homomeiosporákból (l, m) kiindulnunk, amelyek az előzőkhöz hasonlóan szintén mikroszkopikus kicsinységűek, rendszerint gömbölydedek; egy-egy spóra kettős burka körül a külső *(exospórium)* erősen kutinosodott, a belső *(endospórium)* cellulózból áll. Ezen belül protoplazma és tartaléktáplálék-anyag van. A spóratokból kihullott érett spórák a levegőben, a szél útján terjednek el. A talajra hullott, esetleg a sziklán vagy fakérgen megtapadt spóra – megfelelő nedvességi és hőmérsékleti viszonyok között – kihajt. Ilyenkor az exospórium felreped, és a repedésen keresztül a citoplazma az endospóriummal együtt, tömlőszerűen megnövekedve ún. spóratömlőt hajt (a_1, b_1), a sejtmag mitotikusan osztódik, amit sejtosztódás követ. E folyamat ismétlődésének eredményeként többsejtből álló, helyenként elágazó sejtfonal fejlődik (a_2, b_2), amelynek csúcsán egymetszésű vezérsejt működik. Végül is a spóratömlőből továbbnövekedéssel és sorozatos mitotikus sejtosztódással soksejtű, többszörösen elágazó sejtfonalas test, ún. *mohaelőtelep (protonéma* vagy kifejezőbben *progametofiton)* szerveződik (a_3, b_3).

A többnyire megnyúlt sejtekből álló, elágazó fonalrendszer nagyrészt a talaj felszínén helyezkedik el, s a világosságon levő sejtjei bőven tartalmaznak kloroplasztiszokat, tehát a progametofiton önállóan, autotróf módon táplálkozik. A sejtfonál-rendszer egyes ágai, az ún. rhizoida-fonalak (r, r) kloroplasztiszokat nem tartalmaznak, s a talajba hatolva a progametofitont rögzítik és a víz, ásványos elemek felvételében működnek közre. Egyébként a lombos moha egyedfejlődésében ez a sejtfonalas állapot a többsejtű moszatok törzsfejlődésének kezdeti formáját ismétli meg, de viszonylag rövid ideig tart. Egy idő múlva ugyanis a gametofiton némelyik – kloroplasztiszokat tartalmazó – sejtje, sorozatos osztódásokkal ún. *rügyecské*vé (rk) alakul. A rügyecske elkeskenyedő végén egyetlen sejtet figyelhetünk meg, ez az ún. *vezérsejt.* A moha leendő szárszerű részének fokozatos kialakulása tulajdonképpen ennek a csúcssejtnek az osztodó működésére vezethető vissza. A lombosmohák vezérsejtje ún. háromosztatú (háromszögletű, hárommetszésű) vezérsejt, ami annyit jelent, hogy egy domború és három sík lap határolja, s ez utóbbiaknak megfelelően három irányú osztódással, *három sorban hozza létre az ún. szeletsejteket.* A szeletsejtek a növekedő csúcs felületével párhuzamos (ún. *periklinális)* és erre merőleges (ún.



k_1
l
+
m
−
i_1
k
i
s
j_1
j
s
h
s
g
s
f_3
f_2
f_1
f
(G ♀)
(G ♀)
(G ♀)
(G ♀)
c
d
e
♂
♀
a_4
a_5
a_6
b_6
b_5
rk
rk
asz
a_3
b_3
r
r
a
b
a_2
b_2
+
a_1
l
−
b_1
m
b_4

antiklinális) sejtfalakkal sorozatosan tovább osztódnak és differenciálódnak. Főleg a belső sejtek további osztódásából alakulnak ki a teljes értékű, ivarszerveket fejlesztő, haploid mohanövények, az ún. *eugametofiton* (a_4, b_4) tengelyének szövetei, a felületi sejtek egy részéből pedig – többnyire kétmetszésű vezérsejt működésével – a zöld levélkék fejlődnek ki, rendszerint három sorban.

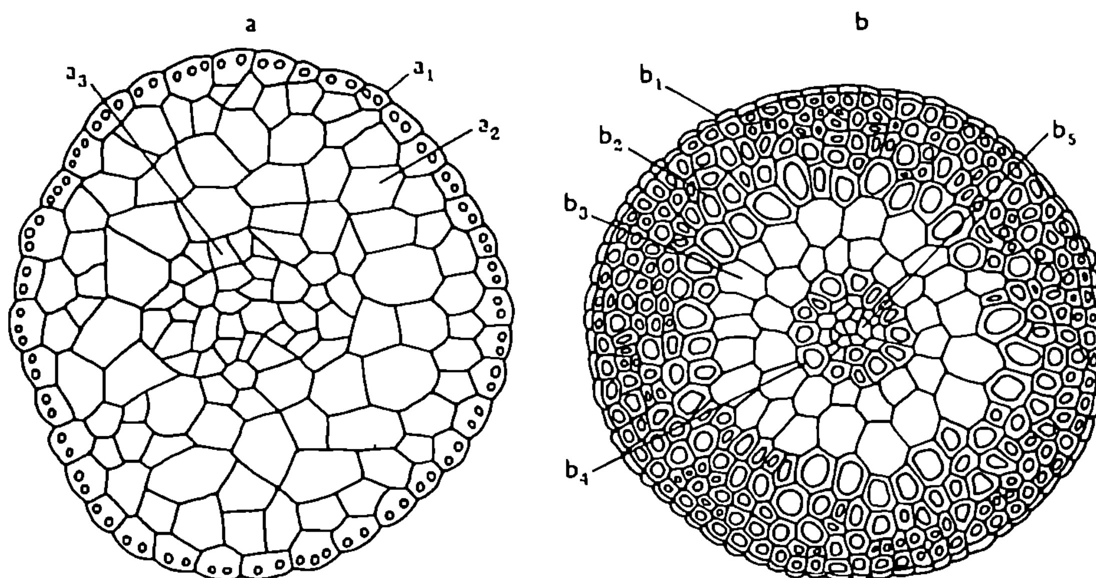
Az így létrejött (jelen példánkban kétlaki, homothalluszos) eugametofitonon, a tulajdonképpeni autotróf táplálkozású mohanövénykén (a_4, b_4) megfigyelhetjük, hogy a szár alsó részéből barnás színű, megnyúlt sejtekből álló, egy-sejtsoros fonalak, *rhizoidák* erednek, amelyek a talajba nyomulva részben a rögzítést, továbbá a víz és a benne oldott ásványos elemek felszívását végzik; kloroplasztiszokat nem tartalmaznak. A rhizoidák többsége már a progametofitonon (a_3, b_4) fejlődésnek indul a rügyecskék (r) alsó sejtjeiből.

Az eugametofiton *száracskája* rendszerint hengeres, néhány mm vagy cm hosszúságú, csak kevés fajon nő ennél nagyobbra (némely *Polytrichum* faj); sok esetben elágazik. A belső szerkezetnek olykor jól meghatározható szöveti differenciálódását lehet megfigyelni, amely a különböző nemzetségekben és családokban több-kevesebb eltérést mutat. Példaként az egyik közönséges lombosmoha *(Funaria hygrometrica)* gametofitonjának szárszerkezetét ismertetjük, a 196. ábrán (a). Felületén egy-sejtrétegű fedőszövet (a_1) alakul; alatta több rétegű, vékonyfalú raktározó parenchima (a_2), a középen pedig anyagszállítást végző, hosszanti irányban megnyúlt (prozenchimás) sejtekből álló, ún. vezető köteg (a_3) helyezkedik el.

A száracskán csavarvonalban fejlődő, apró zöld *levélkék* rendszerint 3, ritkábban 2 függőleges sorba rendeződnek. A mohalevélke, pl. a *Mnium* esetében egy sejtrétegből álló lemez, amelynek közepén – sok fajon – az alaptól a csúcsig hosszúra nyúlt, vastagabb falú sejtekből álló „ér" húzódik végig. Az eret gyakran a szilárdító-, illetve szállítóelemek vastagabb kötege alkotja, ilyenkor tehát a levél közepe több sejtréteg vastagságú. Vannak azonban még differenciáltabb szerkezetű levélkék is (pl. *Sphagnum)*. Sokszor a szélen levő sejtek kiálló csúcsokban végződnek, így a levélke széle mikroszkopikus méretűen fogazott.

Elhelyezkedés és kialakulás szempontjából az eugametofitonon háromféle levélketípust, éspedig allevélkét, lomblevélkét, és fellevélkét találunk. Az allevélkék csökevényesek és a szár alsóbb részén foglalnak helyet; a lomblevélkék zöld színűek és a szárat elég sűrűn borítják. A fellevélkék a haploid eugametofiton legfelsőb részén alakulnak ki (195.

◀ *195. ábra.* Kétlaki lombos moha kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a:* haploid hím gametofiton kialakulási fázisai; a_1*:* kihajtó spóra; a_2 sejtfonalkezdemény; a_3*:* haploid hím progametofiton, asszimiláló hifákkal *(asz)*, rizoidákkal *(r)* és rügyecskével *(rk)*; a_4*:* haploid hímgametofiton; a_5*:* hímivarszerv (antheridium), spermatogén szövettel; a_6*:* felnyílt antheridium, kiszabaduló, kétcsillangós, haploid hímivarsejtekkel (spermatozoidákkal); *b:* haploid női gametofiton kialakulási fázisai; b_1*:* kihajtó spóra; b_2*:* sejtfonalkezdemény; b_3*:* haploid, női progametofiton, asszimiláló hifákkal *(asz)*, rizoidákkal *(r)* és rügyecskével (rk); b_4*:* haploid női gametofiton; b_5*:* női ivarszerv (archegónium), petesejttel, hasi- és nyaki csatornasejtekkel; b_6*:* archegónium, megtermékenyítés előtt álló petesejttel; *c:* a diploid zigóta első osztódása az archegóniumban; *d* és *e:* a fiatal diploid sporofiton (embrió) szerveződése az archegóniumban; *f:* a diploid sporofiton (S) további fejlődése a női gametofiton csúcsán f_1*:* az archegónium alsó része; f_2*:* a sporofiton fiatal tengelyrésze; f_3*:* az archegónium leváló része (a leendő kaliptra), mely burkolja és védi a szerveződő spóratokot; *g, h:* a női gametofitonon (G ♀) maradó és továbbfejlődő sporofiton (S) különböző stádiumban; *i:* nyélre és spóratokra differenciálódó levéltelen sporofiton (S) érett állapotban, levált kaliptrával (i_1); *j:* zárt spóratok szerkezete, hosszmetszetben, meiózissal létrejött haploid spórákkal (j_1); *k:* a gametofitonnal együtt maradó sporofitonból a spóratok fedelének (k_1) leválása után kihulló, ivarilag determinált meiospórák; *l:* hím ivarjellegre determinált meiospórák; *m:* női ivarjellegre determinált meiospóra



196. ábra. Funaria lombosmoha eugametofiton és sporofiton száracskájának szöveti szerkezete, keresztmetszetben, – *a:* az eugametofiton tengelyrészének szöveti szerkezete keresztmetszetben; a_1: felületi védőszövet; a_2: vékonyfalú kéregparenchima; a_3: központi vezető szövet; *b:* a sporofiton tengelyrészének szöveti szerkezete, keresztmetszetben; b_1: felületi védőszövet; b_2: vastagfalú (szilárdító) és b_3 vékonyfalú kéregparenchima; b_4: védő hüvely; b_5: központi vezető szövet

ábra, a_4); rendszerint az ivaros szaporító szerveket veszik körül és többnyire alakjukban is különböznek a lomblevélkéktől; néha feltűnően piros színűek (pl. *Polytrychum)*. E fellevelek együttese a perihécium. Az eugametofiton akkor tekinthető teljesen fejlettnek, ha kialakulnak rajta a hím és női ivarszervek, azaz a mikro- és makrogametangiumok: antheridiumok, archegóniumok, amelyekben mitózissal a haploid ivarsejtek, a mikro- és makrogaméták keletkeznek.

A gametangiumok a hajtáska csúcsán jelennek meg, rendszerint többcsével. Közöttük gyakran és fajra jellemzően kloroplasztisztartalmú, nagyobb sterilis sejtfonalak, ún. parafízisek helyezkednek el. Elágazó szárnak az oldalágai csúcsán is fejlődhetnek ivarszervek. Ismerünk *monoikus* (egylaki) és *dioikus* (kétlaki) mohákat. Az előbbiek esetében, ahová a mohák túlnyomó többsége tartozik, mindkétféle ivarszerv ugyanazon az egyeden megtalálható, vagy ugyanazon a hajtáska csúcsán keverten, vagy ha a mohahajtás elágazó, különkülön az oldalágak csúcsain, pl. a *Funaria hygrometricán*. Ezzel szemben a kétlaki (dioikus) moháknak külön hím és külön női egyedei vannak (pl. *Polytrichum* fajok). Egyes kétlaki mohafajok esetében a hím egyedek jóval kisebbek, mint a női egyedek (ún. heterotallikus szerveződés; szexuális dimorfizmus).

A hím ivarszerv (antheridium; 195. ábra, a_5, a_6) többnyire hosszúkás, tojásdad (pl. *Funaria hygrometrica)* ritkábban gömbölyű test (pl. tőzegmohák), amely rövid nyéllel emelkedik ki a hajtáska csúcsából; fala egy-sejtrétegű. A még fejletlen antheridium belseje kevés sejtre tagolódik. Később a szerv növekedése és a belső sejtek sorozatos osztódása révén az antheridium belsejét sok, igen apró sejtből álló szövet, ún. *spermatogén szövet* tölti ki. A spermatogén szövet sejtjeiből további mitotikus osztódással a *spermatozoida anyasejtek* keletkeznek. Ezek sejtmagja feltűnően nagy, és összegörbült orsó alakja van. Mindegyik anyasejtből egy-egy mozgásra képes, kétcsillangós hímivarsejt (mikro- vagy androgaméta), ún. *spermatozoida* fejlődik. A spermatozoida sejt hosszú csavarodott alakú, nagy részét a nagy sejtmag tölti ki, egyik végén két hosszú ostor ered, a másik végén pedig kis, gömbszerű

függelékben egy leukoplasztisz foglal helyet. A megérett antheridium (a_6) a csúcsán felreped, és a már kész spermatozoidákat tartalmazó anyasejtek nyálkás anyagtól körülvéve szabadba kerülnek, majd faluk felszakadása után kiszabadulnak belőlük a spermatozoidák, amelyek ostoruk segítségével szabadon tovaúsznak az eugametofiton felületét bevonó vékony vízrétegben.

A női ivarszerv (archegónium; 195. ábra, b_5) alakja hosszúnyakú palackhoz hasonlít. Hosszú nyaki részét, amely éretlen korban felül zárt, egy-sejtrétegű fal határolja. Alsó, kiszélesedő hasi részének a fala több-sejtréteg vastagságú. A hasi rész alapja az ún. talp, ezzel kapcsolódik a hajtás csúcsához. A hasi rész belsejében eleinte egyetlen központi sejtet találunk, amely a későbbiek folyamán vízszintes fallal alsó és felső sejtre osztódik. Az alsó sejt a női ivarsejt *(makro-* vagy *gynogaméta),* ill. petesejt *(óvum),* a felső pedig az ún. *hasi csatornasejt* vagy *hasi tömlősejt.* Fölötte, az archegónium nyaki részében egyetlen sejtsor látható, ezek a nyaki csatornasejtek vagy nyaki tömlősejtek. Amint az archegónium érni kezd, mind a nyaki csatornasejtek, mind pedig a hasi csatornasejtek dezorganizálódnak, felszívódnak, majd egészen elnyálkásodnak. Teljesen érett állapotban az archegónium a csúcsán felnyílik, és a benne levő nyálkás anyag részben kitódul a nyíláson (195. ábra, b_6).

A két csillangóval mozgó spermatozoidák a testfelületet bevonó vízben úszkálva – valószínűleg az archegónium által kiválasztott cukor kemotaktikus ingert kifejtő hatása következtében – a női gametangiumokhoz jutnak és annak nyitott csúcsi részén át az egyik behatol a petesejthez, majd azzal egyesül, oly módon, hogy a két sejt sejtmagva is egybeolvad *(kariogámia).* Az ivaros folyamat vagy megtermékenyítés eredménye a megtermékenyített petesejt, vagyis a diploid zigóta. Ez nem hagyja el az archegóniumot, hanem azonnal mitotikusan tovább osztódva, belőle kétsejtű (195. ábra, c), majd többsejtű diploid sporofiton- (embrió-) kezdemény (d), abból pedig az archegónium hasi és nyaki részét egyaránt kitöltő fiatal sporofiton, vagyis *embrió* (e) alakul. Ez sorozatos mitotikus sejtosztódással, fokozatos differenciálódással, az archegónium egy részét magával ragadva (f, g, h,) kiemelkedik abból, de alapi részén – talpszövet révén – az eugametofitonnal kapcsolatban maradva és abból táplálkozva levéltelen, nyeles, spóratokban végződő, teljes értékű diploid sporofitonná (sporogóniummá) szerveződik (i). A spóratokban (meiosporangiumban) végül is számcsökkentő redukciós sejtosztódással (meiózissal) haploid meiospórák keletkeznek, amelyek fajra jellemzően lehetnek izomeiospórák (egylakiaké), vagy mint a mi példánkban is, ivarjellegre determinált homomeiospórák (kétlakiaké).

A továbbiakban vizsgáljuk meg közelebbről a sporofiton (sporogónium) felépítését. A sporogónium, mint láttuk (195. ábra, i), nyélre, ún. *szétára,* spóratokra, ún. *kapszulára* és sok fajon a leváló archegóniumból módosult süvegre, ún. *kaliptrára* (i_1) tagolódik. Ha a spóratok fejlődését és belső differenciálódását kísérjük figyelemmel, azt tapasztaljuk, hogy a fejletlen *kapszula* sejtállománya először a belső *endotheciumra* és a külső *amfitheciumra* különül. Az endothécium legkülső sejtrétege az archespórium vagy sporogén szövet, amelyből később spóraanyasejtek keletkeznek.

Az endothéciumnak az archespóriumon belül elhelyezkedő sterilis (spórákat nem képező) szövettömege a központi oszlop vagy központi tápláló szövet *(kolumella),* amely mint a széta közvetlen folytatása húzódik végig a spóratok közepén (j, j_1). Az amfithéciumnak az archespóriummal határos belsőbb rétegében a sejtek élénkebben osztódnak, és az ún. külső spórazacskót hozzák létre, amely rendszerint 3 sejtsor szélességű, és kívülről az archespóriumhoz simul. Olykor a kolumella külső sejtrétegéből is alakul egy, az archespóriumot belülről határoló egyetlen sejtrétegű belső spórazacskó. Az amfithéciumnak külső részéből a kapszula fala, a *tokfal* képződik. A tokfal és a külső spórazacskó között rendszerint nagy sejtközötti üregek, majd járatok keletkeznek, úgyhogy végül a két réteget meglehetősen széles, levegővel telt tér választja el egymástól. A spóratok többi szöveteinek teljes kialaku-

lásával egyidejűleg az archespórium sejtjeiből további osztódás útján spóraanyasejtek keletkeznek; ezek kissé legömbölyödve, elkülönülnek egymástól. Ezután minden spóraanyasejtből meiotikus (redukciós) osztódással négy haploid spóra keletkezik. A spóraanyasejtnek spórákra való osztódása a legtöbb moha esetében szimultán módon történik. Ezen azt értjük, hogy a spórák fala nem egymás után, hanem egy időben, egyszerre alakul ki. A spórák tetraédrikus alakúak, és az anyasejt belsejében négyesével elhelyezkedve ún. tetrádot alkotnak. Egy-egy spórának 4 legömbölyített háromszög-oldala van, amelyek közül a külső erősen domború, a többi 3, egymással szomszédos fal többé-kevésbé sík. Sok moha faj spórái azonban később legömbölyödnek és így elvesztik tetraédrikus alakjukat. A teljesen megérett spórák az anyasejt falának feloldódása után kiszabadulnak a spóraanyasejt burkából, majd pedig a spóratokból is.

A tok rendszerint (j) kissé hosszúkás, hengeres. Az éretlen tok fala gyengén zöld színű, mert a tokfal egyes sejtjei kloroplasztisz-tartalmúak; a felületi bőrszövetben, elszórtan sztómák (gázcserenyílások) vannak. Az érett tok megbarnul vagy megpirosodik. A kapszula alsó részét (az urnát, k), felül fedél (operkulum, k_1) zárja le, amelynek leválása után a meiospórák kiszóródnak a levegőbe, s abban terjednek tova. Az operkulum és urna érintkező részén vastagfalú sejtekből álló gyűrű *(annulusz)* fejlődik, s ebből körben finom fogak állnak ki, amelyek a spórák kiszóródásának szabályozásában működnek közre (ez az ún. *perisztómium)*. A kiszóródott spórák bizonyos idő múlva, kedvező feltételek között, mitotikus osztódással továbbfejlődnek és belőlük a már említett módon új progametofiton, majd eugametofiton jön létre. A sporofiton tengelyrésze, a széta szöveti felépítése tekintetében csak részben hasonló az eugametofiton szárához, mert többnyire erősebben differenciált (196. ábra, b). Bőrszövetében sztómákat találunk. Központi szállítókötege jól elkülönül, sőt egyes mohákban külön a víz és külön az asszimilátumok szállítására szolgáló elemek is kialakulnak. Az ábrán jól látszik, hogy a bőrszövet (b_1) alatt négy-hat sejtsor szélességben, vastagfalú, a szár hossztengelye irányában megnyúlt sejtekből álló szilárdító szövet *(szklerenchima)* alakul ki, amelynek sejtjei befelé egyre nagyobbak és tágabb üregűek. Ezen belül vékonyfalú, kissé megnyúlt sejtekből álló, rendszerint raktározó szerepű parenchima van (b_3). A széta középső részén helyezkedik el a hosszúra nyúlt, kisebb üregű sejtekből álló központi vezetőköteg (b_5), amely a nyers és kész táplálóanyagok vándorlását teszi lehetővé. A vezetőköteget (szállító elemek) vastagabb falú sejtekből álló réteg, az ún. *védőhüvely* (b_4) veszi körül.

A fentiekből kitűnik, hogy *a lombosmohák egyedfejlődésében* (életciklusában) *szintén két szakasz váltakozik egymással*, éspedig a haploid állapotú pro- és eugametofiton, valamint a diploid állapotú sporofiton (intermédier szerveződés). Jellemző, hogy egyrészt a *gametofiton szakasz* az, amely kifejlett állapotban tagoltabb (levélkés száracskája van), mint a másik szakasz, másrészt pedig a *sporofiton a gametofitonon fejlődik ki és kifejlett állapotban is rajta marad*, s mindvégig abból meríti táplálóanyagait. Ily módon a két szakasz egyetlen alaktani egységet képvisel, s ebben a sporofitonnak megfelelő sporogónium heterotróf módon táplálkozik, mintegy élősködik az autotróf gametofitonon. Ez az élősködés lehet csaknem teljes, ha a sporogónium kloroplasztiszokban szegény, vagy lehet félélősködés (pl. fiatalabb korban), ha zöld színű, és így csak a vizet, valamint az abban oldódott ásványi elemeket kapja a gametofitontól.

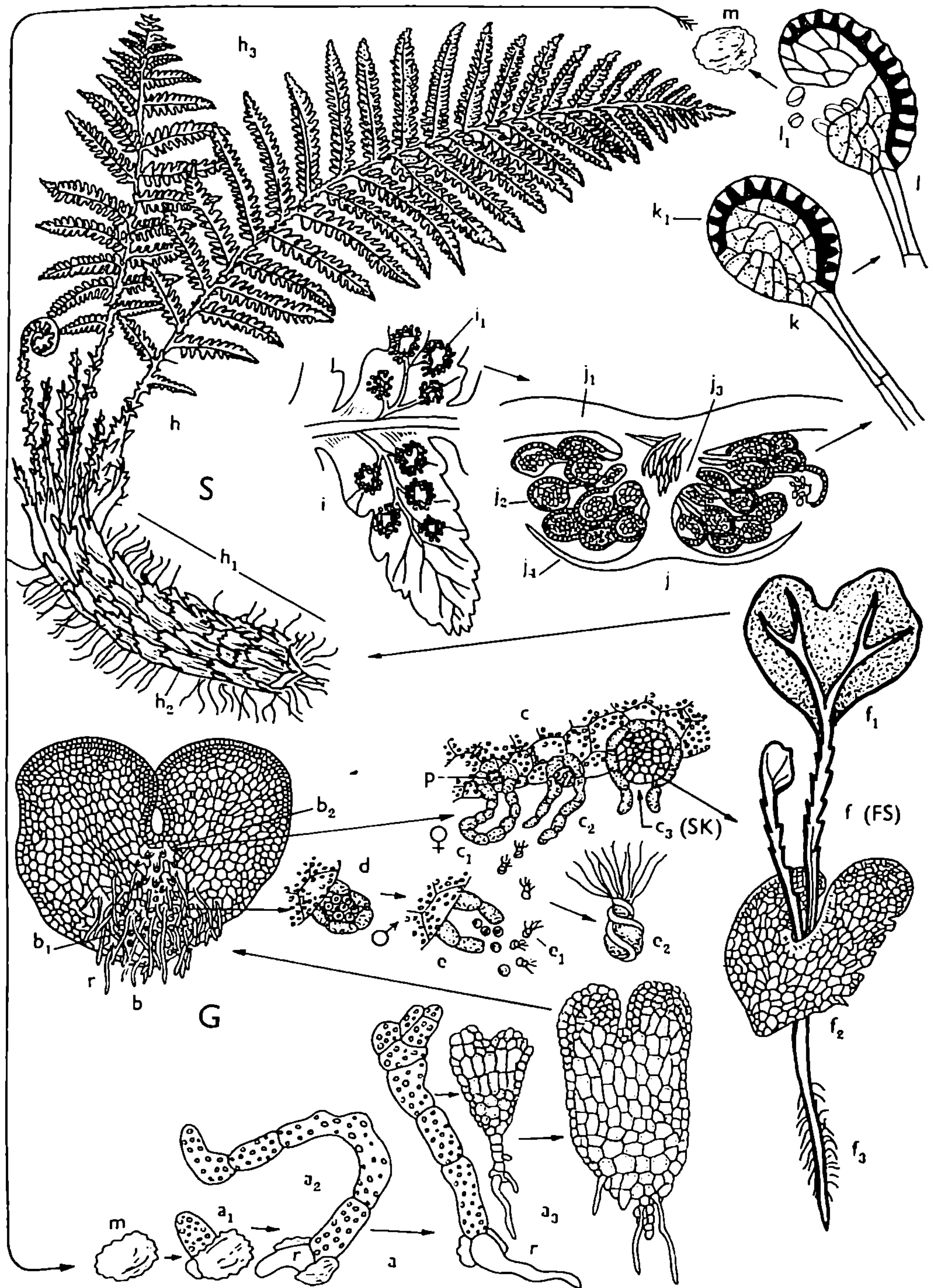
A HAJTÁSOS NÖVÉNYEK KÉTSZAKASZOS EGYEDFEJLŐDÉSE

IZOMEIOSPÓRÁS ÉS HOMOMEIOSPÓRÁS SZERVEZŐDÉS

A lombosmohák testszerveződésével szemben a valódi gyökérrel szárral és levéllel rendelkező hajtásos növényeknek, így a harasztoknak, a nyitvatermőknek és zárvatermőknek legjellemzőbb tulajdonsága az, hogy a szárazföldi (levegőben való) életmódhoz történt alkalmazkodásuk következtében testük általában sokkal nagyobb termetű, erőteljesebb, tagoltabb, és nem egyszerű szövetekből, (hanem nagyon változatosan alakuló szövetrendszerekből épül fel. A mohákkal közös vonásuk, hogy egyedi fejlődésmenetük szintén kétszakaszos, és a kétféle magfázis (haploid-diploid fázis), valamint az ezzel összefüggő gametofiton-sporofiton szakasz szabályosan követi egymást. A kromoszómák számának redukciója is mindig a sporofitonon, a spórák képződésekor, vagyis a diploid spóraanyasejtek meiózisos osztódásakor következik be; a keletkező spórák egyetlen magja tehát a hajtásos növényekben is haploid. Maguk a meiospórák pedig nemcsak izo-, ill. homospórák lehetnek, mint általában a teleptestűekben és mohákban, hanem az ivari determináltság mellett méretükben is különbözhetnek (ún. *heterospórák*). A hajtásos növények továbbá megegyeznek a mohákkal és számos teleptestűvel abban is, hogy egyedfejlődésük során a gametofiton megtermékenyített női ivarsejtjéből embrió (csíra) alakul ki. (Régebbi rendszerekben ennek alapján még a mohákat a harasztokkal és magvas növényekkel együtt „Embryophyta" névvel, közös kategóriába sorolták.)

A hajtásos növények gametofiton és sporofiton szakaszainak alakulásviszonyaiban tapasztalható szerveződésbeli változásokat, valamint a fejlődéstörténeti progressziókkal kapcsolatos differenciálódások, redukciók, és módosulások jellegét, ill. összefüggéseit legkönnyebben úgy érthetjük meg, ha – az eddigiekhez hasonlóan – néhány kiválasztott példán sorra vesszük az egyedfejlődés sajátosságait az egyes rokonsági kategóriában. Először a kezdetlegesebb hajtásos növények, a harasztok, majd a nyitvatermők néhány képviselőjének, végül a legdifferenciáltabb és legmagasabb fokon álló zárvatermő növények egyedfejlődési törvényszerűségeivel foglalkozunk. Megjegyezzük, hogy e kategóriákban is felismerhető az a biogenetikai alaptörvény, amely szerint a szervezet (mégpedig a gametofiton többnyire ugyanúgy, mint a sporofiton) az egyedfejlődés során nagy vonásokban megismétli azokat a fejlődésalaktani szinteket, amelyek a soksejtű, teleptestű növények törzsfejlődésében – fejlődéstörténetében egymást követően kialakultak. Ennek alátámasztására különösen az izo- és homospórás harasztok alkalmasak.

Ezek közül először az erdei pajzsika *(Dryopteris filix-mas)* heteromorf, egylaki gametofitonos egyedfejlődésével ismerkedünk meg (197. ábra). Izomeiospórájának érett korban kettős burka van: egy cellulózból álló, belső ún. *endospóriuma*, és egy rendkívül ellenálló anyagból felépülő, külső ún. *exospóriuma*. A sporofiton sporangiumából (l) kihullott és nedves talajra került haploid meiospóra (m) egyetlen sejtmagja és tartalma kettéosztódik, majd az exospórium felreped (a_1), és az egyik sejtből (r) színtelen, a talajba hatoló rhizoidafonalak fejlődnek (a_2, a_3), a másikból pedig sorozatos mitotikus sejtosztódással és egymetszésű vezérsejt működésével, kloroplasztisz tartalmú sejtfonal *(progametofiton* a_2). Majd ebből kétmetszésű vezérsejt átmeneti működésével és további sajátos sejtgyarapodással (a_3) néhány mm nagyságú, tehát szabad szemmel jól látható, az ismert szívrajzhoz hasonló alakú, zöld színű, lapos test, a tulajdonképpeni gametofiton (G), ill. *eugametofiton*, más néven *előtelep (prothallium*, 197. ábra, b) alakul. Kloroplasztiszt bőven tartalmaz, tehát



m
h3
l1
l
k1
k
i1
j1
j3
h
S
i
j2
j4
j
h1
h2
c
f1
p
b2
c2
c3 (SK)
f (FS)
c1
d
b1
c
c1
c2
r
b
G
f2
f3
a2
m
a1
r
a
a3
r

autotróf táplálkozású, és természetesen haploid. A több-sejtrétegű eugametofiton alsó (talaj felé néző) oldalának középvonalában hosszúkás kiemelkedés, az *ivarpárna* található. Főleg az ivarpárnából egysejtű rhizoidák (r) erednek, amelyek a rögzítést, valamint a víz- és ásványos elemek felvételét végzik. Egy idő múlva az ivarpárnán alakulnak ki a hím és női gametangiumok (antheridiumok, b_1 archegóniumok, b_2); ugyanazon lemezes testen tehát mindkét ivarszerv megtalálható. Az erdei pajzsika (és a többi páfrány) érett gametofitonja eszerint egylaki – *monoikus* – vagyis tipikusan kétivarú.

Az antheridiumok (b_1) az ivarpárnán, a lemez kihegyesedő vége közelében, rhizoidafonalak (r) között, kiemelkedve helyezkednek el. Minden antheridium (d) az eugametofiton egy-egy felületi sejtjéből keletkezik; gömbölyded alakú szerv, fala egy-sejtrétegű. Belsejében eleinte egyetlen központi sejt található. Ennek mitotikus osztódása révén keletkeznek a spermatozoida-anyasejtek (d_1), amelyekben a spermatozoidák (vagy hímivarsejtek (hím gaméták, e_1) jönnek létre. A haploid spermatozoida főleg sejtmagból áll, hosszúkás, és csavarodott (e_2). Elülső végén sok, hosszabb csillangót visel; hátulsó végén kis citoplazmahólyag látható. A spermatozoidák az antheridium tetejének felrepedésekor szabadulnak ki (e).

Az archegóniumok (b_2) a szív alakú telep bemetszése közelében fejlődnek az ivarpárnán, ugyancsak egy-egy felületi sejtből. A kifejlett archegónium kissé megnyúlt, és kiszélesedő hasi része a gametofiton szövetébe (c) mélyed, csak az egy-sejtrétegű nyaki rész emelkedik ki (c_1). A hasi részben találjuk a női gamétát: a haploid petesejtet (p), és fölötte a hasi csatornasejtet. A nyaki rész belsejében egyetlen nyaki csatornasejt foglal helyet. Az archegónium megérésekor a csatornasejtek dezorganizálódnak, elnyálkásodnak, és az archegónium csúcsának felnyílásakor a nyálkás tartalom kiömlik a női gametangiumból, a petesejt azonban benne marad (c_2).

A spermatozoidák az eugametofiton felületét bevonó vékony vízrétegben úszkálva, kemotaktikusan (almasav hatására) jutnak el az archegóniumhoz, és abba behatolva az egyik megtermékenyíti a petesejtet. Így jön létre a diploid értékű zigóta, amely a mohákhoz hasonlóan továbbra is benne marad a haploid archegóniumban és onnan fejlődik – sorozatos mitotikus sejtosztódással – teljes értékű diploid sporofitonná (S). Ez a folyamat úgy indul meg, hogy a zigóta először az ún. bazális fallal egy elülső, *epibazális* és egy hátulsó, *hipobazális* sejtre osztódik. Ezután a két sejt a bazális falra merőlegesen álló, transzverzális sejtfalakkal négy sejtre különül. A négysejtű embrió- (fiatal sporofiton-) kez-

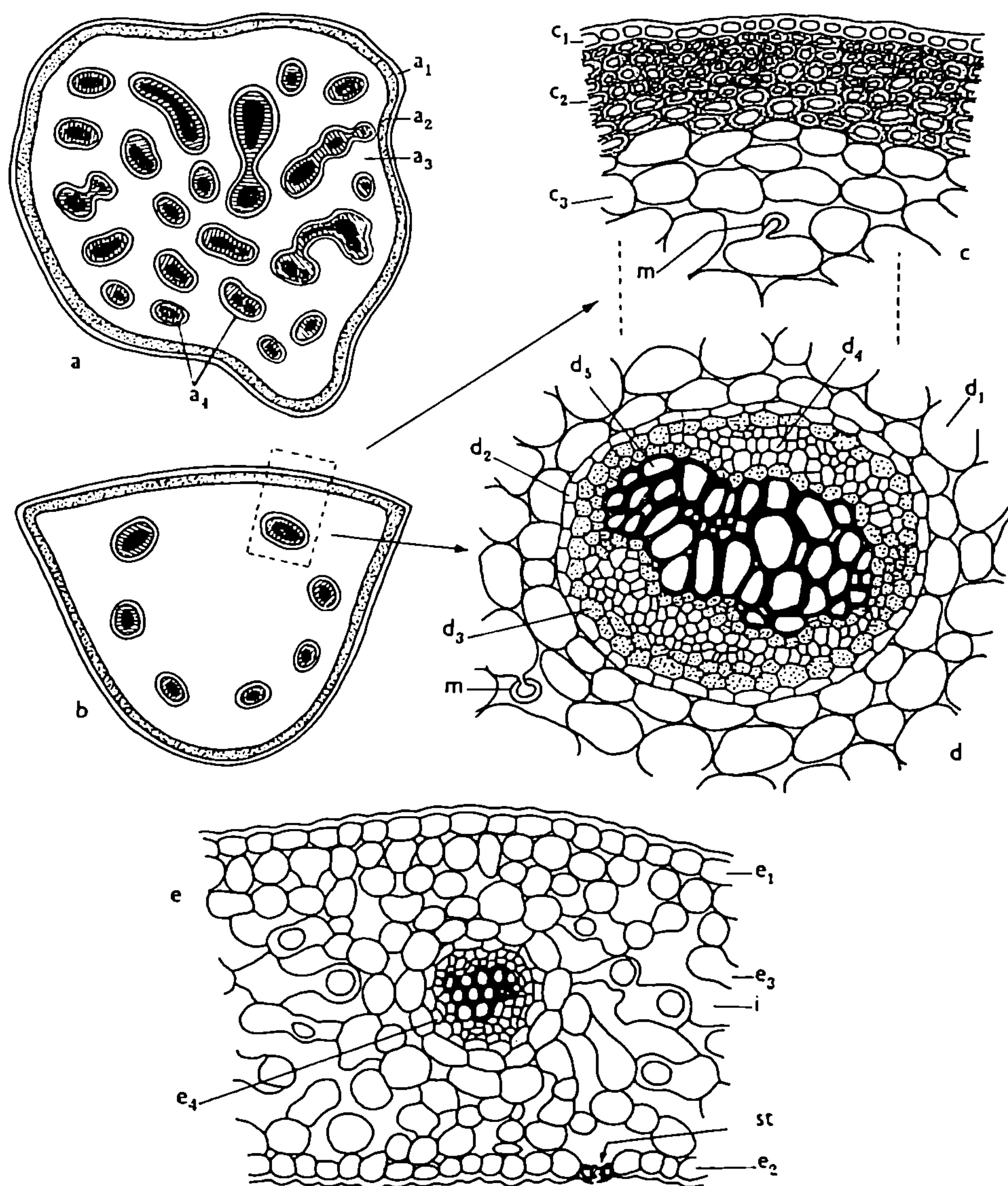
◀ *197. ábra. Dryopteris filix-mas* (erdei pajzsika) páfrány kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a:* az autotrof táplálkozású, lemezes, egylaki, haploid gametofiton kialakulása; a_1: kihajtóspóra; a_2: sejtfonalas állapot, rhizoid-kezdeménnyel *(r)*; a_3: sejtlemezes szerveződés kezdeti formái, rhizoidkezdeményekkel *(r)*; *b:* kifejlett lemezes gametofiton alsó oldala felől nézve, rhizoidokkal *(r)*, közöttük hím ivarszervekkel *(b_1)*, felettük kissé besüllyedt női ivarszervekkel *(b_2)*; *c:* telepkeresztmetszetrészlet zárt *(c_1)*, felnyílt (c_2), egy-egy haploid petesejtet *(p)* tartalmazó, részben besüllyedt női ivarszervvel; c_3: a megtermékenyített petesejtből kialakult fiatal sporofitonkezdemény (embrió, SK) a gametofiton női ivarszervében; *d:* zárt hím ivarszerv, spermatozoida anyasejtekkel; *(d_1)*: *e:* felnyílt hímivarszerv, kiszabaduló sokcsillangós haploid spermatozoidákkal (hímivarsejtekkel e_1); e_2: egy hímivarsejt felnagyítva; *f:* az embrióból kifejlődő fiatal sporofiton, csíranövény (FS), sziklevéllel *(f_1)*, tipikus szárral *(f_2)* és gyökérrel *(f_3)*, az elpusztuló, lemezes gametofitonnal (G); *h:* a kifejlett több dcm nagyságú diploid sporofiton (S), vastag földbeni hajtással, rhizómával *(h_1)*, azon levélnyélmaradványokkal *(h_2)*, továbbá zöld, szárnyasan összetett, spóraképző lomblevelekkel (ún. trofosporofillumokkal, *(h_3)*; *i:* lomblevél-részlet alsó oldala nagyítva, sporangiumcsoportokkal *(i_1)*; *j:* a levéllemez (j_1) fonákán elhelyezkedő sporangiumcsoport v. szorusz keresztmetszetben számos, nyeles sporangiummal (j_2), receptákulummal (j_3) és fátyolkával, induziummal (j_4); *k:* zárt nyeles sporangium, annulusszal (k_1); *l:* felnyíló sporangium, kihulló haploid izospórákkal (l_1); *m:* izospóra nagyítva (vázlatosan)

deményt kvadránsnak nevezik. A kvadráns négy sejtje közül a hipobazális fél egyik sejtjéből az ún. talpszövet fejlődik, amely az eugametofiton testébe nyomulva, a fejlődő embrió részére táplálékot közvetít az autótróf eugametofitonból. A mellette levő kvadránssejtből, további osztódások után gyökérkezdemény alakul ki. Az epibazális rész egyik sejtjéből az első ideiglenes levél, a sziklevél *(kotüledon)* kezdeménye, a másik sejtből fokozatosan a hajtáskezdemény fejlődik. Az ennyire differenciálódott test a sporofiton-kezdemény (SK) embriónak vagy csírának nevezzük. Ez még teljes egészében az archegónium belsejében foglal helyet (c_3), de csakhamar (további mitotikus osztódással és differenciálódással) kinő belőle, majd a gametofiton testének fokozatos pusztulásával párhuzamosan e kezdetleges sporofiton növényke (csíranövény, f), megzöldül és önálló táplálkozásra tér át. Ilyenkor már sziklevélre (f_1), rövid szárra (f_2) és gyökérre (f_3) tagolódik. A talp és a sziklevél csak ideiglenes szervek, s a fejlődés folyamán fokozatosan eltűnnek. A hajtáskezdemény – a mohahajtáshoz hasonlóan – a csúcsán elhelyezkedő háromosztatú (hárommetszésű) vezérsejt osztódó működése következtében egyre jobban gyarapodik, s csakhamar külsőleg és belsőleg erősen differenciált lombleveles hajtássá (h) fejlődik. A gyökér is háromosztatú vezérsejttel fejlődik, azzal a különbséggel, hogy a vezérsejt gyakran a külső (domború) falával párhuzamosan is fűz le sejteket, és ezekből a gyökér növekedő csúcsát védő gyökérsüveg, kaliptra alakul.

A kifejlett, több éves erdei pajzsika sporofitonjának hajtástengelye (földbeli szára rhizómája, h_1) a földben vízszintesen vagy ferdén helyezkedik el; 10–30 cm hosszú, kb. 5 cm vastag, barna színű. Gyökértörzsnek, vagy más néven rhizómának nevezzük; évről évre tovább nő, és növekedő csúcsi részéből a föld felszíne fölé emelkedő, szárnyasan összetett lombleveleket fejleszt. Rajta az első években fejlődött, de később elpusztult levelek kb. 3–4 cm hosszú és kb. 1 cm vastag alapi maradványai láthatók (h_2). A rhizóma tengelye keresztmetszetben szabálytalan alakú; mikroszkóppal vizsgálva (198. ábra, a) a vastagfalú sejtekből álló bőrszövet *(epidermisz,* a_1) alatt szilárdító sejtekből alakult, barna színű szklerenchimatikus *(hipodermisz,* a_2) réteget figyelhetünk meg. Ezen belül keményítőtartalmú parenchimatikus alapszövetbe (a_3) ágyazva hadrocentrikus (amfikribrális) szállítónyalábokat (a_4) találunk. Minden nyalábot *Caspary*-csíkos endodermisz vesz körül. A keresztmetszetben körben elhelyezkedő és különállónak látszó nagyobb nyalábok a rhizómának bizonyos pontjain egymással összeolvadnak és így ún. nyalábhálózatot alkotnak. Az alapszövet egyes intercellulárisaiban körte alakú mirigyszőrök nyúlnak be. A rhizóma alsó oldalából hosszú, vékony, barna színű gyökerek erednek, amelyek ún. homorrhizás gyökérrendszert képviselnek. A gyökér középpontjában sugaras szerkezetű szállítószövet-rendszer helyezkedik el, amelyet több sejtréteg vastagságban szklerenchimagyűrű veszi körül, azt pedig parenchimatikus alapszövet övezi.

A rhizóma növekedő csúcsán (tenyészőkúpján), csavarvonal mentén szerveződnek a föld felett látható, nagy, szárnyasan összetett lomblevelek. Ezek csúcsnövekedésűek, fiatal korban pásztorbotszerűen bekunkorodottak, kifejlett korukban 40—60 cm hosszúk (h_3). Az egyes levélkék szárnyasan hasogatottak. Az erezet (szállítónyaláb-rendszer) követi a levél tagolódását, a finomabb erek azonban villásan ágaznak el. Ha mikroszkóppal megvizsgáljuk a lomblevelek szöveti szerkezetét (198. ábra, b, c, d, e), megállapíthatjuk, hogy a levéllemez (e) színén és fonákján egyrétegű epidermiszt és abban sztómákat is találunk (e, e_2). A két epidermisz között szabálytalan alakú parenchima-sejtekből álló, nagy intercellulárisokat tartalmazó szövet (e_3), ún. *szivacsos parenchima* helyezkedik el, amelynek sejtjei kloroplasztiszokkal teltek; funkcióját tekintve tehát asszimiláló és átszellőztető szövet. Benne helyenként koncentrikus szállítónyaláb látható (e_4). Erősen differenciált belső szerkezete van a levélnyélnek is. Ennek egyes részleteit a 198. ábra b, c, és d rajzán mutatjuk be.

A kifejlett lomblevelek felsőbb levélkéinek a fonákán gyakran találunk szabályos sor-



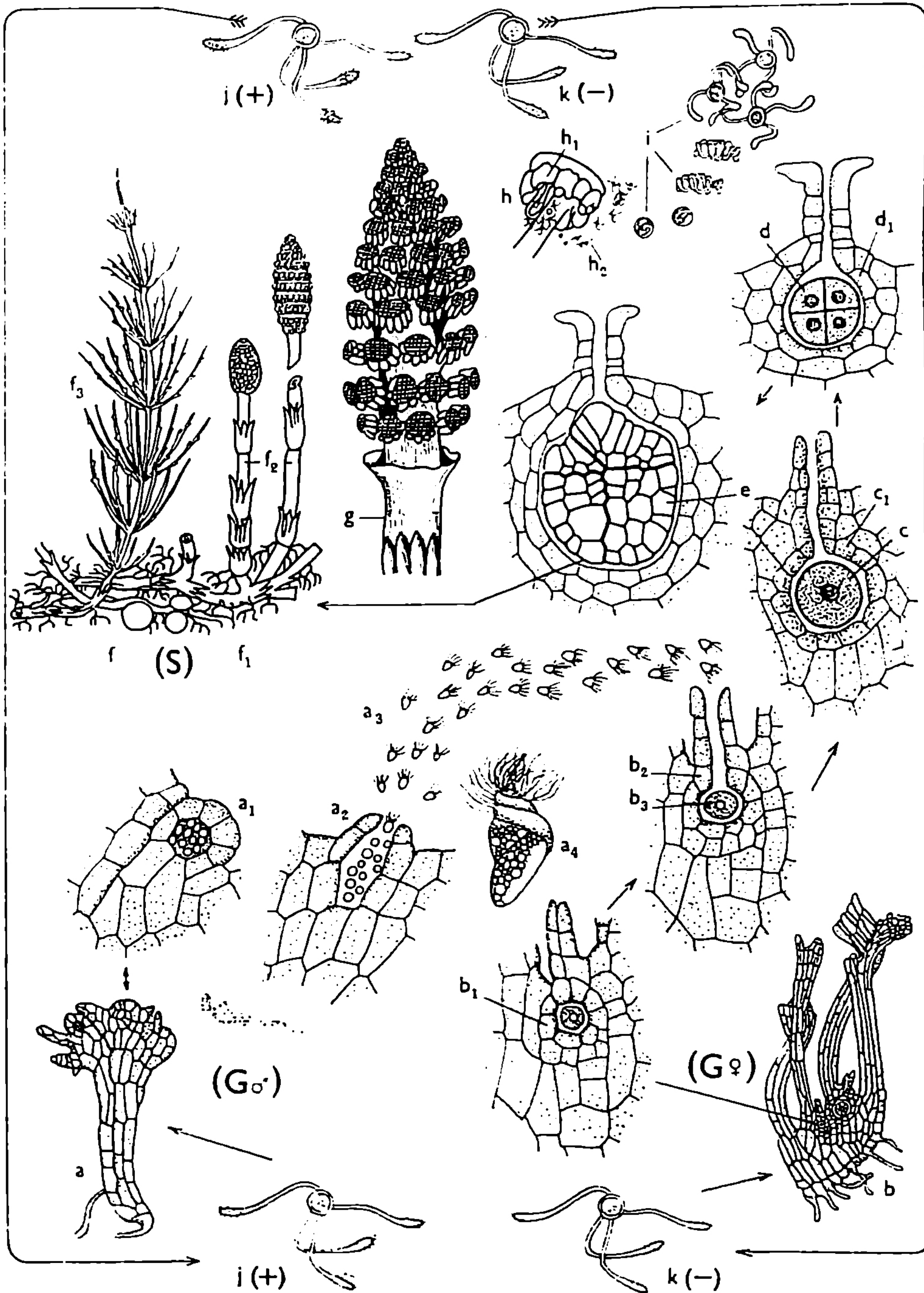
198. ábra. A *Dryopteris filix-mas* (erdei pajzsika) sporofitonjának (szervrészleteinek) szöveti szerkezete. – *a:* földbeni hajtástengely, rhizóma keresztmetszete, vázlatosan; a_1: epidermisz; a_2: hipodermisz; a_3: alapszövet; a_4: koncentrikus (hadrocentrikus) szállító nyalábok; *b:* levélnyél keresztmetszete, a hajtástengelyhez hasonló szövetrendszerekkel, vázlatosan; *c:* részlet a levélnyél keresztmetszetéből, erősebb nagyításban; c_1: epidermisz; c_2: szilárdító (vastagfalú) hipodermisz; c_3: vékonyfalú alapszöveti parenchima belső mirigyszőrrel (*m*); *d:* részlet a levélnyél keresztmetszetéből, egy koncentrikus szállítónyalábbal; d_1: alapszöveti vékonyfalú parenchima, belső mirigyszőrrel (*m*); d_2: Caspary-csíkos endodermisz; d_3: keményítő tartalmú periciklus; d_4: háncsrész, vékonyfalú, plazma tartalmú háncselemekkel; d_5; központi helyzetű farész, vastagfalú faelemekkel; *e:* lomblevél szöveti szerkezetének keresztmetszet-részlete: e_1: felső epidermisz; e_2: alsó epidermisz, egy gázcserenyílással (sztómával, *st*); e_3: a levél parenchimatikus alapszövete, nagy sejtközötti járatokkal (*i*): e_4: koncentrikus szállítónyaláb

ba rendezett, kicsi, kiemelkedő, kezdetben zöld, majd barna szóruszokat, amelyek felülről nézve, fiatal korban vese alakúak. Ezek spóratartók (sporangiumok) csoportjai, s a szóruszok és sporangiumok (197. ábra i, j, k) a diploid sporofiton reproduktív (szaporító) rendszerét képviselik. A szóruszoknak van egy kiszélesedő alapja (más néven *receptákulum* vagy *placenta*), amely valójában a levélke (j_1) fonákán, rendszerint a levélér végződésénél kialakuló szövetdudor (j_3). Belőle fejlődnek ki – elég nagy számmal – a hosszabb nyélen ülő sporangiumok (j_1, j_2, k). A placenta folytatásaként oldalra hajló, hártyaszerű szövetréteg jön létre; ez a fátyol vagy *induzium* (j_4), amely fiatal korban a sporangiumokat befedi. Az egyetlen felületi sejtből fejlődő nyeles sporangium fejrészének egy-sejtrétegű fala van, ezen belül ún. *tapétum* réteg helyezkedik el, amely körülveszi a diploid archespóriumot. Az utóbbiból spóraanyasejtek keletkeznek, s ezekből meiotikus (redukciós) osztódással, egymás után – szukcedán módon – jönnek létre a haploid jellegű spórák, az ún. izomeiospórák. E spórák keletkezésekor a tapétum sejtjei feloldódnak, s anyaguk, a periplazmódium a spóraképződéshez felhasználódik. A spórák megérése idején a spóratok felnyílását a sporangium (k) falának különlegesen kialakult, tarajszerűen elhelyezkedő, vastagfalú sejtsora (k_1), az ún. *annulusz* segíti elő. Az annulusz sejtjeinek a fala U alakban erősen megvastagodott. Száradáskor e sejtsor hirtelen összehúzódik, kiegyenesedik (l), felszakítja a sporangium vékonyabb falú szövetét, így a spórák (l_1, m) kikerülnek és az anyanövénytől kisebb-nagyobb távolságra szétszóródnak. Kedvező feltételek között belőlük újból gametofiton szerveződik.

A sporofitonnal kapcsolatban végezetül még külön is hangsúlyozzuk, hogy az erdei pajzsika lomblevele – mint láttuk – kettős funkciót tölt be: a táplálékkészítésen (asszimiláció) kívül a meiospórák létrehozásában, a sporangiumok kialakításában is közreműködik. Ezért az ilyen lomblevelet *sporotrofofillum*nak, tehát spóraképző és táplálékkészítő levélnek minősítjük. További jellemző vonás az erdei pajzsika és általában a páfrányok egyedfejlődésében, hogy a gametofiton önálló táplálkozású, szabad szemmel még jól látható, kb. 1/2 cm nagyságú, tehát viszonylag kicsi és sokkal egyszerűbb felépítésű, mint a mohák erősebben tagolt és belsőleg is diffierenciáltabb gametofitonja. Ezzel szemben a sporofiton méretben, tagolódásban és belső szerkezet tekintetében sokkal erősebben differenciált, mint a mohák sporofitonja. Azonkívül a páfrányok sporofitonja csak fiatal korban (mint embrió, ill. fejlődő csíranövény) függ össze táplálkozásilag is az eugametofitonnal, később teljesen önálló életmódot folytat, gyakran sok éven át.

A páfrányoktól több tekintetben eltér a kétlaki-heterotalluszos mezei zsurló (*Equisetum arvense*) egyedi fejlődésének menete. Meiospórája gömbölyű, zöldes színű, és fala eredetileg 3 rétegű; a már ismert endospóriumon és exospóriumon kívül ugyanis még egy legkülső réteg, a perispórium borítja. Ez utóbbi az érett spórán széthasadozik és lapátszerűen kiszélesedő végű szalagokat alakít ki, amelyeket *elaterák*nak neveznek, (199.

199. ábra. Equisetum arvense (mezei zsurló) kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a:* kifejlett, autotrof hím gametofiton antheridiumokkal (G ♂); a_1: zárt antheridium nagyobb nagyításban; a_2: felnyílt antheridium, kiszabaduló hímivarsejtekkel (spermatozoidokkal) a_3; a_4: sokcsillangós spermatozoida, nagyobb nagyításban; *b:* autotróf női gametofiton, archegóniumokkal; (G♀); b_1 zárt archegónium nagyobb nagyításban; b_2: felnyílt archegónium, egyetlen petesejttel (b_3); *c:* megtermékenyített petesejt (diploid zigóta) az archegóniumban (c_1); *d:* négysejtes proembrió, sporofitonkezdemény az archegóniumban (d_1): *e:* vezérsejtes embrió (fiatal sporofiton); *f:* kifejlett sporofiton (S), földbeni hajtással (f_1), két fertilis hajtással (f_2), és egy sterilis hajtással (f_3); *g:* sporofillumos füzér, nagyobb nagyításban; *h:* egy sporofillum, felnyílt sporangiumokkal (h_1) és kiszabaduló homospórákkal (ivarjellegre determinált meiospórákkal (h_2); *i:* elaterás meiospórák különböző állapotban, nagyobb nagyítással; *j:* hím ivarjellegre determinált (+) meiospóra; *k:* női ivarjellegre determinált (–) meiospóra ▶


j (+)
k (−)
h₁
h
h₂
i
d
d₁
f₃
f₂
g
e
c₁
c
f
(S)
f₁
a₃
a₁
a₂
a₄
b₂
b₃
b₁
(G♂)
(G♀)
a
b
j (+)
k (−)

ábra, j, k). Az elaterák nedves állapotban a spóra testére csavarodnak (i), kiszáradva azonban kinyúlnak (i, j, k). Ilyenkor a spórák elateráik segítségével egymáshoz kapcsolódnak, és így a sporangiumból kihullva, a szél nem egyenként szórja szét őket, hanem egy-egy összekapaszkodott spóracsoport együtt terjed tova és egy helyre esik le.

A meiospórák alakra és szerkezetre egyformák, de ivarjellegre determináltak (homomeiospórák, röviden: homospórák), tehát egyesekből hím, másokból női gametofiton fejlődik. A kétféle gametofiton azonban nemcsak ivarilag különbözik, hanem alakilag és méretben is (ivari dimorfizmus). E heterothalluszos gametofiton hím tagja kisebb és kevésbé tagolt, női tagja nagyobb és jobban tagolt, de mindkettő egyszerű felépítésű és viszonylag kicsi (szabad szemmel még éppen látható; néhány mm vastagságú). A talajra hullt haploid meiospórából kialakuló hím gametofiton (prothallium, előtelep; 199. ábra, a) zöld színű, autotróf táplálkozású, soksejtű, szabálytalanul elágazó, sallangos teleptest, amelyet rhizoidák rögzítenek a talajhoz. Az anterídiumok a gametofiton vegetatív testének sallangos végein fejlődnek ki egy-egy felületi sejtből, amely kettéosztódva a külső fedélsejtre és a belső központi sejtre különül. Az utóbbi tovább osztódva a spermatozoida-anyasejteket hozza létre. Közben a gametofiton szövetének szomszédos sejtjei is osztódnak, és így a spermatozoida-anyasejteket ún. *határsejtek* veszik körül (a_1). A fedélsejt ugyancsak több sejtre különül el. A spermatozoida-anyasejtekből keletkező spermatozoidák (a_2) teste görbült és rajta csavarvonalban hosszú csillangók sora látható. (a_4).

A női ivarjellegre determinált meiospórából szerveződő női gametofiton (prothallium, előtelep; 199. ábra, b) a hím gametofitonhoz hasonlóan elágazó, sallangos lemez, de mint említettük, kissé nagyobb és tagoltabb. Ezért heterotalluszos, azaz ivarilag dimorf a gametofiton szerveződése. Az archegóniumok az elágazások tövében alakulnak ki, hasi és nyaki részre különülnek. A gametofiton vegetatív szövetébe mélyedt hasi részben foglal helyet a haploid petesejt (b_1). Az egy-sejtrétegű nyaki rész végső sejtjei szétválnak, s így megnyílik a női ivarszerv (b_2). A csillangós spermatozoidák vékony rétegben úszva, itt is kemotaktikus úton (almasav hatására) jutnak az archegóniumhoz, illetve a petesejthez (b_3). A megtermékenyüléssel és a diploid zigóta (c) mitotikus osztódásával kezdetét veszi a diploid ivartalan szakasz, a sporofiton-kezdemény (d) fejlődése. Az embrió (e) kialakulása kezdetben nagyrészt megegyezik az erdei pajzsikáéval; lényegesebb különbség, hogy a további fejlődés során nem alakul sziklevél, hanem mindjárt örvösen álló levélkezdemények jönnek létre. A szár és a gyökér hosszanti irányban háromosztatú (hárommetszésű) vezérsejttel gyarapszik.

A sporofiton (f, S) fejlődő elsődleges szárán hosszabb internódiumok (szártagok) és levélörvöket viselő nóduszok (szárcsomók) váltogatják egymást. A pikkelyszerű levelek levélhüvellyé nőttek össze. A nóduszokon oldalhajtások is fejlődnek, amelyek áttörve a sokcimpájú levélhüvelyt, ugyancsak ízelt hajtásokká alakulnak. Egyes oldalhajtások lefelé hajolva a talajba nőnek, és mint földbeli hajtás (gyökértörzs vagy rhizóma; f_1) működnek tovább. A zsurló gyökértörzse meglehetősen mélyre, sokszor 1 méternyire is lehatol, elágazik és nóduszainak alsó oldalából gyökerek erednek. A fiatal hengeres gyökér keresztmetszetén (200. ábra, a) kívül a gyökérszőrös rhizodermisz (a_1), alatta a parenchimatikus elsődleges kéreg (a_2), s ennek legbelső rétege, az endodermisz (a_3), majd ennek szomszédságában a központi henger külső határa, a perikambium (a_4) figyelhető meg. Ezen belül a sugaras szerkezetű szállítószövet-rendszer (a_5) húzódik végig, amely 3 ágú fanyalábból és ennek ágai között elhelyezkedő 3 háncsnyalábból áll. A gyökérrel szemben a rhizóma szöveti szerkezete valamivel változatosabb (200. ábra, b); az egysejtű szőrökkel borított epidermisz (b_1) alatt szilárdító szövetgyűrű (b_2), majd vékonyfalú parenchima (b_3) következik, nagy intercellulárisokkal (b_4), s végül *Caspary*-csíkos endodermisz zárja le (b_5) az elsődleges kérget, amelyen belül a központi henger helyezkedik el szállítónyalábokkal (b_6), intercellulárisokkal (b_7) és parenchimatikus bélszövettel (b_8).

A rhizómából időnként föld feletti hajtások fejlődnek (199. ábra, f_2, f_3). Kora tavasszal a spóratermő vagy fertilis hajtás (f_2) jelenik meg a föld felett; ez fejlődése első szakaszában egymás felett több levélörvkezdeményt hoz létre, majd működést váltva, csúcsán apró levélkékből, sporofillum-kezdeményekből álló füzért fejleszt. Ezután a rövid szártagú, fiatal hajtás interkalárisan, vagyis a nóduszok felett elhelyezkedő merisztéma működése folytán növekedve hosszú szártagú lesz, és levegőbe emeli a sporofillumos füzért (f_2, g). Ennek pajzs alakú levélkéi (h) jellegzetesek (2–3 mm), és rajtuk befelé néző, 5–10 zsákszerű sporangium (h_1) és azokban redukciós osztódással haploid homomeiospórák (h_2, i, j, k) keletkeznek. Az elaterás spórák kiszóródása után a termőhajtás a tavasz vége felé elpusztul, de közben a nyár elején a rhizómából ún. meddő vagy sterilis zöld hajtások fejlődnek ki (f_3), amelyeken tehát sporofillumok nincsenek és spórákat nem termelnek, hanem elsősorban asszimilálnak.

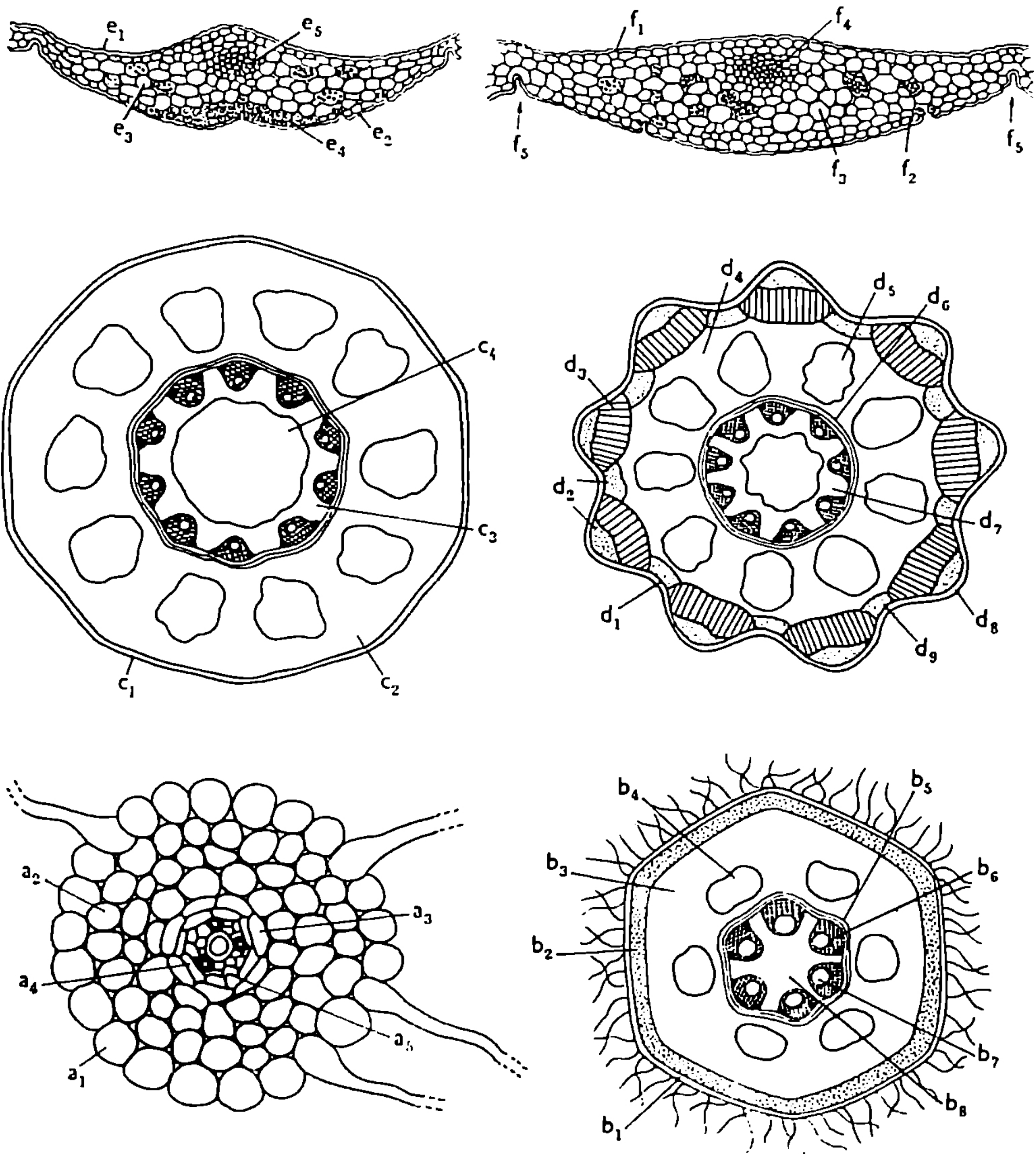
A sporofiton háromféle hajtása közül a *fertilis vagy termő hajtás* 10–20 cm magas, klorofillban igen szegény, nem zöld, hanem sárgásbarna színű. A hosszabb internódiumokat apró leveles nóduszok választják el egymástól, s ez a szárnak ízelt jelleget ad. Egyébként a szár hosszában bordázott, azaz rajta bemélyedő barázdák *(vallekulák)* és kiemelkedő bordák *(karinák)* futnak végig. A nóduszokon 8–12 hosszúkás, hegyescsúcsú, pikkelyszerű levélből összenőtt levélörvöket találunk, amelyek az internódiumok alsó részét hüvelyszerűen körülveszik. A legfelső levélörv, amely közvetlenül a sporofillumfüzér alatt van, gallérszerű.

A *meddő vagy sterilis hajtás* 30–40 cm magasra nő, és a fertilis hajtással szemben zöld színű, ugyancsak barázdált és ízelt, azonban a szártagok viszonylag hosszabbak (f_3). A hüvelyszerű, cimpás levélörvök a nóduszokon jóval kisebbek, és tövükből körös-körül, örvös elhelyezkedésben 8–10 vékonyabb oldalhajtás ered. Az oldalágak a főszárhoz hasonlóan ízeltek és nóduszaikon szintén apró, hüvelyszerű levélörvök fejlődnek. Az egész hajtásrendszer feltűnően érdes tapintású, amit a sejtfalakban felhalmozódott kovasav okoz. A fertilis és sterilis szár szöveti szerkezete (200. ábra, c, d) több tekintetben megegyezik egymással. A szárat egy-sejtrétegű epidermisz borítja (c_1, b_1). Az epidermiszsejtek külső tangenciális fala erősebben vastagodott. A meddő szár epidermiszében, a vallekuláris részeken sztómákat találunk. A sztómák zárósejtjei besüllyednek, és mindegyik fölött egy-egy melléksejt van; az utóbbiaknak a zárósejtekkel határos falán sajátos léces vastagodás figyelhető meg, amely felülnézetben a légrés felől sugarasan elhelyezkedő lécek alakjában mutatkozik.

A *sporofillumos (fertilis) hajtás* tengelyén a sztómák rendszerint hiányoznak. Az epidermisz alatt a bordákban (d_8) nagyobb, a barázdák (d_9) alatt kisebb, az elsődleges kéreghez tartozó szilárdító szklerenchima-kötegek alakulnak ki, a sterilis szárban nagyobb mértékben (d_2), mint a fertilisben. Ezen belül alapszöveti parenchima következik, amelynek a külső rétegében levő sejtek a sterilis szár esetében sok kloroplasztiszt tartalmaznak, és így a heterotrófiás fertilis hajtással szemben asszimilációs funkciót töltenek be (asszimiláló szövet, d_3). Az elsődleges kéreg belsőbb rétegében (d_4, a vallekulák irányában nagyobb sejtközötti járatok, ún. *vallekuláris üregek* láthatók (d_5). Az elsődleges kéreg belső határaként *Caspary*-csíkos endodermiszt láthatunk (d_6), amelyhez keményítőszemeket tartalmazó sejtréteg, ún. *keményítős hüvely* simul. Ezen belül a központi hengerben (d_7) a bordák irányában, parenchimába ágyazva kollaterális zárt szállítónyalábok helyezkednek el, egy körben. A néhány faelemből álló farészben nagy sejtközötti járat, ún. *karinális üreg* van. A szár középső részében nagyobb lizigén sejtközötti járatot, ún. *bélüreg*et találunk, mind a sterilis, mind a fertilis hajtásban (c_4). A kétféle hajtás hüvelyes leveleinek szöveti szerkezete a meddő hajtáson levő levelek kevés szklerenchimájától (e_4) eltekintve, nagyjában megegyezik (200. ábra, e, f).

Összefoglalva a mezei zsúrlón tapasztalt egyedfejlődési viszonyokat, azt látjuk,

hogy a még önállóan élő s mindössze néhány mm nagyságú, telepszerű gametofitonnal szemben a sporofiton sokkal nagyobb termetű és külsőleg-belsőleg sokkal differenciáltabb test, mert tipikus gyökérre, valamint földbeni és kétféle föld feletti hajtásra tagolódik. Nagyon jellemző továbbá az is, hogy a homomeiospórák létrehozását az apró lomblevelektől eltérő és kimondottan a reproduktív funkcióra módosult levelek, a sporofillumok végzik. Ezek elkülönülten helyezkednek el a fertilis hajtás csúcsán és ún. sporofillumos füzért alkotnak, amely a magvas növények fiatal állapotú virágjának kezdetleges formáját képviseli és elvileg homológ azzal. Végül az izomeiospórás páfrányokkal, így az erdei pajzsikával szemben differenciáltabb szerveződést jelent a mezei zsurlón az is, hogy spórái ún. homomeiospórák, azaz csak alakilag és méretükben egyenlők, de genotípusukat tekintve különböznek, mert ivarjellegre determináltak. Miután azonban elateráik segítségével a spórák csoportosan szóródnak szét, ezért az egyivarú, kétlaki és heterotalluszos, apró gametofitonok egymáshoz nagyon közel fejlődnek ki, ami az ivaros folyamatot tekintve feltétlenül előnyös.



A HETEROMEIOSPÓRÁK MEGJELENÉSE ÉS SZEREPE A CSIPKEHARASZTOK ÉS RUCAÖRÖMFÉLÉK KÉTSZAKASZOS EGYEDFEJLŐDÉSÉBEN

Az erdei pajzsika és a mezei zsurló előzőkben vázolt testszerveződésétől és életciklusától több tekintetben eltér a korpafüvek rokonsági körébe tartozó csipkeharasztok (*Selaginella* fajok) egyedfejlődése. Ezen belül különösen érdekesek a reproduktív működéssel összefüggő fejlődésalaktani sajátosságok és megváltozások a sporofiton testalakulásában. Éppen ezek az eltérések igen fontosak a továbbiak, azaz a magvas növények szerveződésének megértése szempontjából. A csipkeharaszt (201. ábra) haploid spórái kétféle nagyságúak (ún. heteromeiospórák). Egy részük igen kicsiny, mikrospóra, amelyekből hím jellegű gametofiton (mikrogametofiton, mikroprothallium) lesz. A spórák más része jóval nagyobb, makrospóra, más néven megaspóra; ezekből női jellegű gametofiton, (makro-, ill. megagametofiton, makroprothallium) fejlődik.

Jelentős változást és szerveződési progressziót jelent azonban a már előbb megismert növények egyedfejlődésével szemben az, hogy a csipkeharasztokban a megérett, egymagvú, haploid mikro- és makromeiospórák nem hullnak ki, hanem benne maradnak a zárt mikro-, ill. makrosporangiumban, s egyelőre ott szerveződnek – osztódnak – azonnal tovább hím vagy női gametofitonná. Ez a folyamat a kétféle meiospórában különböző módon megy végbe. Először vegyük szemügyre a sporofiton mikrosporofillumán fejlődő mikrosporangiumban (201. ábra, i), az érett mikrospórán belül lejátszódó strukturális változásokat.

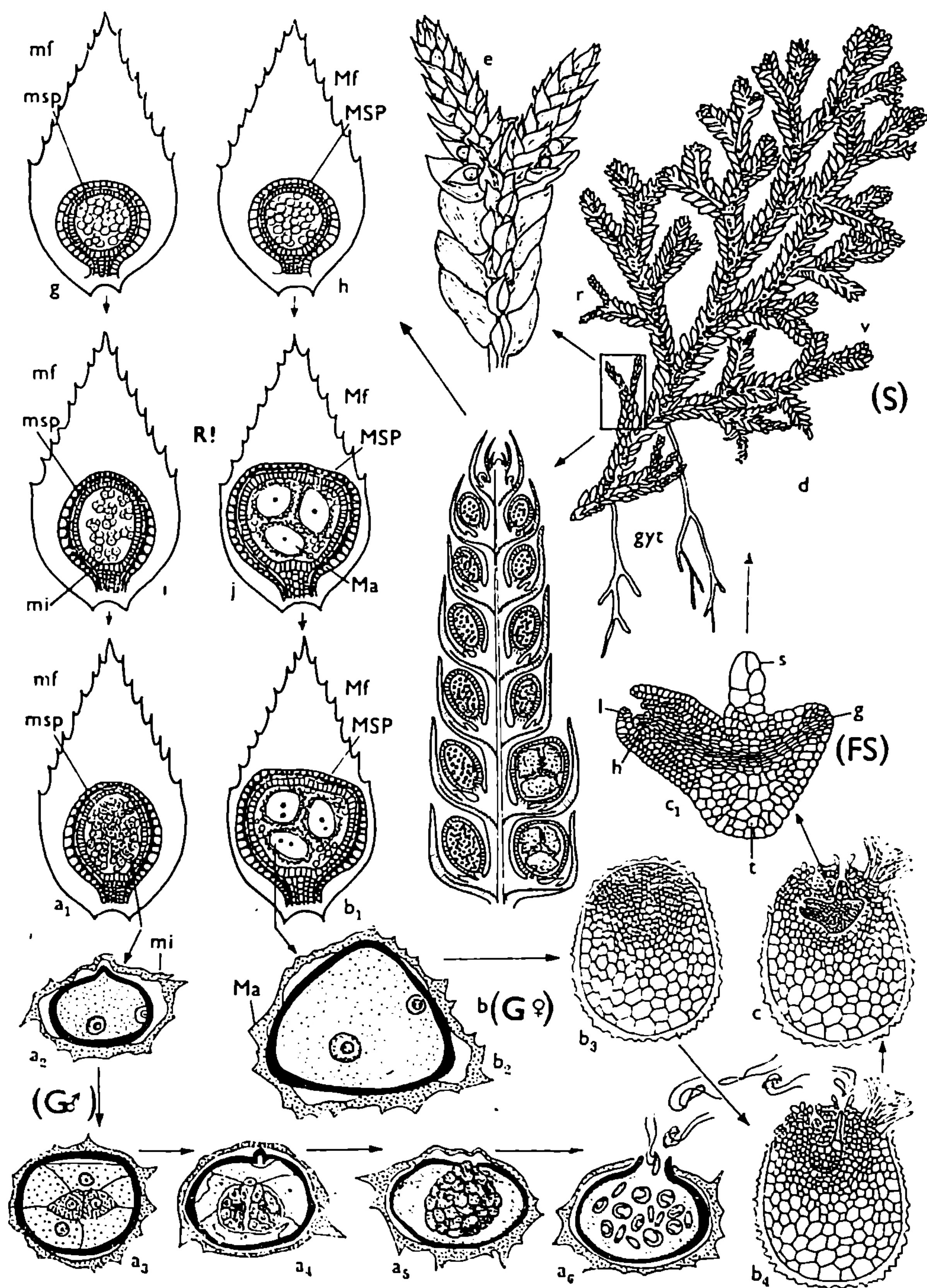
A tüskésen vastagodott falú, gömbtetraéder alakú, haploid mikrospóra plazmatartalma, mitotikus sejtmagosztódás után (inekválisan) egy kisebb és egy nagyobb sejtre különül (a_1, a_2). A kisebb sejt tulajdonképpen a nagyon redukált hím gametofiton egyetlen vegetatív sejtje (ún. inaktív rhizoida sejt), míg a másik, nagyobb sejtből, mitotikus osztódásokkal (a_3) végül egyetlen hím ivarszerv, antheridium alakul (a_4). Ez utóbbi egyrészt falisejtekből, másrészt több központi spermatogén sejtből áll, amelyből a spermatozoida-anyasejtek (a_5) képződnek; ezekből pedig kissé görbült testű, két-plazmaostoros sperma-

◀ *200. ábra. Equisetum arvense* (mezei zsurló) sporofitonjának egyes szerveiből készült keresztmetszetek, vázlatosan; *a:* fiatal gyökér szöveti szerkezete; a_1: rizodermisz, gyökérszőr-részletekkel; a_2: elsődleges kéreg; a_3: endodermisz; a_4: perikambium; a_5: a központi henger nagy részét kitöltő, fa- és háncselemekből álló egyszerű szállítónyalábok (a vastagfalúak faelemek); *b:* földbeni hajtástengely szöveti szervezete; b_1: bőrszövet, egysejtű szőrökkel; b_2: az elsődleges kéreg szubepidermális szilárdító szövetgyűrűje; b_3: az elsődleges kéreg, vékonyfalú parenchimás része, nagy intercellulárisokkal (b_4); b_5: a központi hengert körülvevő, Caspary-csíkos endodermisz; b_6: a központi henger egyik összetett szállítónyalábja, nagy intercellulárissal (b_7); b_8: parenchimatikus bélszövet; *c:* fertilis hajtás tengelyének szöveti szerkezete. c_1: epidermisz; c_2: elsődleges kéreg; c_3: központi henger, összetett szállítónyalábokkal; c_4: középső bélüreg; *d:* sterilis hajtás tengelyének szöveti szerkezete; d_1: epidermisz; d_2: az elsődleges kéreg szilárdító hipodermisze; d_3: az elsődleges kéreg asszimiláló klorenchimája; d_4: belsőbb, parenchimatikus kéregszövet, ún. vallekuláris intercellulárisokkal (d_5); d_6: Caspary-csíkos endodermisz; d_7: a központi henger periciklussal, összetett szállítónyalábokkal, parenchimatikus bélsugarakkal, bélszövettel és középső üreggel; d_8: borda (karina); d_9: barázda (vallekula); *e:* sterilis (meddő) hajtás lomblevelének szöveti szerkezete; e_1: felső epidermisz; e_2: alsó epidermisz, gázcserenyílásokkal; e_3: mezofillum, szilárdító hipodermisszel (e_4); e_5: összetett szállítónyaláb; *f:* fertilis hajtás lomblevelének szöveti szerkezete; f_1: felső epidermisz f_2: alsó epidermisz; gázcserenyílásokkal; f_3: mezofillum: f_4: összetett szállítónyaláb; f_5: befűződés a két szomszédos levéllel történt összeforradásnál

tozoidák, hímivarsejtek keletkeznek, (a_6), s ezzel egy időben a fali sejtek elnyálkásodnak, kocsonyás tömeggé válnak (a_5, a_6). Időközben a redukáltan kialakult hím mikrogametofiton a mikrospóra sejtfalától burkoltan kihull a felnyíló sporangiumból, s azt a látszatot kelti, mintha az eredeti (egymagvú) spóráról lenne szó. Az elmondott folyamatok nagyrésze tehát a mikrospóra falán belül játszódik le; a teljes hím ivaros szakasz, a hím gametofiton, (hím előtelep) nagyon csökevényes formában fejlődik ki a spóra falán belül. A mikrosporangiumból a nedves talajra kerülő mikrospóra fala csakhamar felreped és kiszabadulnak a spermatozoidák a nyálkás anyaggal együtt, majd a nedves környezetben tovaúsznak a női gametofiton felé.

'A haploid makrospóra vagy megaspóra gömbölyded alakú, egyenetlen felületű, mert exospóriumán centrifugális sejtfalvastagodás eredményeként sűrűn elhelyezkedő apró dudorok láthatók. A női ivaros szakasz, a makrogametofiton szintén a spórafalon belül, a makrosporofillum sporangiumában (j) kezd szerveződni – oly módon, hogy a makrospóra haploid sejtmagja mitotikusan sorozatosan osztódik (b_1, b_2), és csak később alakulnak ki egyszerre a sejtfalak (ún. soksejt-keletkezés). Így a sokmagvú állapotot egyszerre soksejtű állapot váltja fel (b_3). Az így kialakult vegetatív szövet azonban még teljes egészében a makromeiospóra falán belül és azzal együtt a mikrosporangiumban helyezkedik el. A továbbiakban pedig sejtjei megnövekednek és tovább osztódnak, de csak az egyik póluson, s az így létrejövő, apróbb sejtekből álló szövetben differenciálódási folyamat indul meg a reproduktív működés irányában (b_3). Ennek eredményeként több besüllyedt női ivarszerv (archegónium) képződik egy-egy petesejttel. Közben a női gametofiton – a spórafaltól körülvéve – kihull a makrosporangiumból, és egyre jobban megduzzadva felrepeszti a makrospóra falát az egyik póluson, de ott csak kissé nyomul ki, nagyobb része azonban továbbra is a spórafalon belül marad. A női gametofiton szabadra került részének egyes felületi sejtjei hosszú rhizoidákká nőnek, s ezek mellett pedig néhány archegónium található; egy-egy archegónium a női gametofiton szövetébe mélyedő hasi részből és a felületre nyíló nyaki részből áll. A kétostoros haploid spermatozoidák vízrétegben

201. ábra. Selaginella martensii (csipkeharaszt) kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a:* hím gametofiton (G ♂) szerveződésének menete a mikrosporangiumban (MSP) hím gametofiton a mikrospóra falán belül; a_2: előbbiből egy mikróspóra, kétsejtű hím gametofitonnál nagyobb nagyításban; a_3: fiatal anterídium (hím ivarszerv) megalakulása, a mikrospóra falán belül; a_4: spermato gén sejt csoport az anterídumban; a_{5-8}: az anterídium buroksejtjeinek felszívódása, és a spermatozoida anyasejtek, amelyek mindegyikéből a mikrospóra falának felrepedése után egy-egy kétostoros hímivarsejt (spermatozoida) jut ki a környezetbe, ill. a női gametofitonhoz; *b:* női gametofiton (G ♀) szerveződésének menete a makrosporangiumban (MSP) maradó makrospórákban (Ma); b_1: kétmagvú (sejtű) női gametofiton, a makrospóra falán belül; b_2: előbbiből egy makrospóra, kétsejtű női gametofitonnal nagyobb nagyításban; b_3: további sokszoros osztódás után a makrospóra falán belül kialakult női gametofiton, egyik pólusán több fiatal archegóniummal; b_4: a makrospóra falának felrepedése után részben szabadra került női gametofiton aprósejtű szövete, egy-egy petesejtet tartalmazó, felnyílt archegóniumokkal, az egyik archegóniumban a már megtermékenyített petesejtből szerveződő diploid sporofitonkezdemény látható; *c:* kialakult embrió (diploid fiatal sporofiton) (FS) a női gametofiton haploid szövetében; c_1: embrió nagyobb nagyításban (*s:* csírafüggesztő; *g:* gyökérkezdemény) *h:* hajtástenyészőkúp, *l:* első levélkezdemények, *t:* talprész); *d:* kifejlett sporofiton (S) egy részlete, vegetatív (v) és reproduktív (r) sporofillumos hajtásrészlettel, valamint gyökértartókkal (gyt); *e:* két sporofillumos füzér; alatta sporofillumos füzér hosszmetszetben, mikro (*mf*) és – makrosporofillumokkal (*Mf*); *g:* mikrosporofillum, mikrosporangiummal s abban diploid mikrospóra-anyasejtekkel: – *h:* makrosporofillum, makrosporangiummal s abban diploid makrospóra-anyasejtekkel; *i:* meiózissal, (R!) létrejött haploid mikrospórák a mikrosporangiumban; *j:* meiózissal (R!) létrejött négy haploid makrospóra ▶

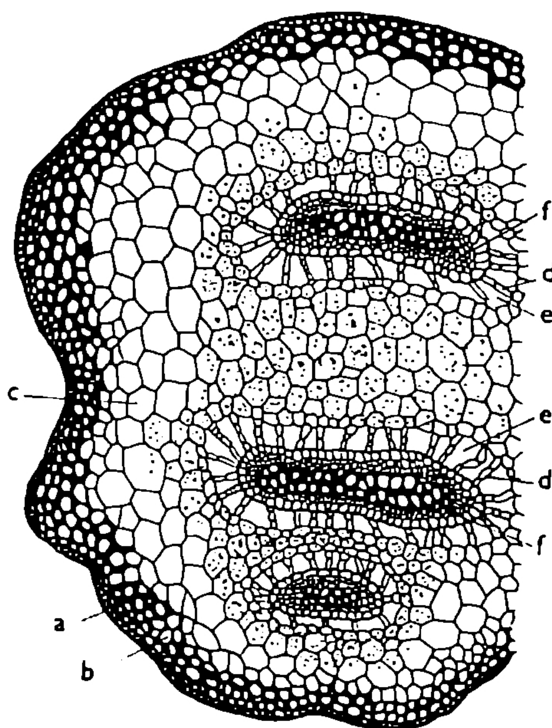

mf
msp
g
Mf
MSP
h
e
r
v
(S)
d
gyt
mf
msp
mi
i
R!
Mf
MSP
j
Ma
s
l
g
h
(FS)
c_1
t
mf
msp
a_1
Mf
MSP
b_1
mi
Ma
b(G♀)
b_3
c
a_2
b_2
(G♂)
a_3
a_4
a_5
a_6
b_4

úszva jutnak az archegóniumhoz, és a nyaki sejtek szétválása következtében keletkezett nyíláson át jutnak a hasi részben elhelyezkedő haploid petesejthez.

A megtermékenyülés után rögtön megindul az ivartalan szakasz szerveződése, azaz a fiatal sporofiton (embrió) kialakulása. E folyamat azzal kezdődik, hogy a megtermékenyített petesejt, a diploid zigóta először az archegónium tengelyére merőlegesen álló sejtfallal alsó és felső sejtre különül. A felső sejt erősen megnyúlva és alsó részében néhányszor osztódva a csírafüggesztőt (*szuszpenzort*) hozza létre, amely az alsó sejtből fejlődő tulajdonképpeni diploid embrió-kezdeményt (b_4) a női gametofiton vegetatív szövetébe mélyeszti. Az embrión (c, c_1) kialakul a leendő szár csúcsa, a kétosztatú (kétszeletű) vezérsejttel, a csúcs két oldalán két sziklevél fejlődik, az embrió ellentétes vége pedig talppá szélesedik ki. (A gyökér kezdeménye csak később jelenik meg a csírafüggesztő és a talp között.) A *Selaginella* embriója tehát eleinte teljes egészében a spórafaltól még nagyrészt körülvett női gametofiton belsejében fejlődik, s a növekedéshez szükséges táplálékot a nagyobb és kisebb sejtű vegetatív szövetben felhalmozódott szerves tartalékanyagokból nyeri, tehát élősködik (heterotróf). Továbbnövekedve azonban először az első levelek és a hajtáscsúcs, majd a gyökér tör elő, és a levelek megzöldülésével a sporofiton szakaszt képviselő növényke önálló (autotróf) táplálkozásra tér át.

A csipkeharaszt kifejlett diploid sporofitonja (d, S) külső megjelenésében nagyjából hasonlít egyes lombosmohák haploid gametofitonjához. Hajtástengelye vékony, rendszerint kissé lapított, sokszor dúsan elágazó és földön kúszó. Helyenként alsó oldalából leveleket nem viselő ágak, ún. *gyökértartók* (gyt) erednek, és ezeken fejlődnek ki a gyökerek. A szár (hajtástengely) és a gyökér szöveti felépítése, bár szövetrendszerekből áll, mégis eléggé egyszerű. A hajtástengelyben (202. ábra) kialakuló szállítónyaláb legtöbbször koncentrikus (mégpedig *amfikribrális*). A szárán apró pikkelyszerű levélkéket találunk, általában 4 sorban. Két szemben levő sorban a levélkék nagyobbak, kettőben pedig kisebbek (201. ábra, d). Színük élénk-, gyakran kékeszöld. A levél színén, ennek töve közelében kicsi, lapos, nyelvszerű függelék, a *ligula* ered. A levélben egyetlen, el nem ágazó ér fut végig, a levél alapszövete pedig többnyire egyféle szövetből, parenchimából épül fel.

A spóratermő levelek, sporofillumok igen hasonlók a lomblevelekhez, és a hajtások csúcsán hosszúkás, füzérszerű csoportban helyezkednek el (201. ábra, d, e, f). Minden sporofillum belső oldalán, közvetlenül a levél alapjánál egy-egy sporangium található (f). Egy-egy sporangiumban vagy csak mikrospórák, vagy csak makrospórák (megaspórák) keletkeznek, ezért megkülönböztetünk



202. ábra. Selaginella martensii (csipkeharaszt) sporofitonjának szárkeresztmetszetében az egyes szövetek elhelyezkedése. – *a*: vastagfalú epidermisz; *b:* kollenchimás hipoderma; *c:* vékonyfalú parenchima; *d*: az endodermisz elemeit is magába foglaló sugárparenchima; *e:* sugárparenchimák közötti intercellulárisok; *f:* egysejtsoros periciklussal körülvett összetett – (hadrocentrikus, amfikribrális) szállítónyaláb

mikrosporangiumot és makrosporangiumot (megasporangiumot). A sporofillum-füzér alsó levelein rendszerint makrosporangiumok, a felsőbbeken pedig mikrosporangiumok keletkeznek. Minthogy egy-egy spóratermő levélen csak egyféle sporangium van, ezért szokás beszélni mikrosporofillumról és makro- vagy megasporofillumról (f, g, h).

Mind a mikro-, mind a makrosporangiumnak 3 rétegű fala van (g, h, i, j). A legkülső rétegben különlegesen vastagodott falú sejtekből alakuló annulusz látható, amely bizonyos mértékben az erdei pajzsika sporangiumának annuluszához hasonlítható, és a sporangium felnyílásában van szerepe. A legbelső a tapétum-réteg, ez a központi helyzetű sporogén szövethez juttat táplálékot. A sporangiumok belsejében eleinte sporogén szövet alakul ki, ennek sejtjeiből később spóraanyasejtek keletkeznek. A mikrosporangium minden spóraanyasejtjéből meiózissal, redukciós sejtmagosztódással 4–4 haploid mikrospóra jön létre (i). A makrosporangiumban vagy megasporangiumban létrejövő spóraanyasejtek közül csak egy marad meg, a többi elpusztul. A megmaradóból meiózissal 4 haploid makrospóra fejlődik. Amint az előbbiekben említettük, a spórák érett állapotban nem hagyják el a sporangiumot, hanem tovább szerveződve a hím, illetve női gametofitont alakítják ki, rendkívül redukált formában, a már ismertetett módon.

Összefoglalásul tehát azt hangsúlyozzuk, hogy *a csipkeharasztok kétszakaszos egyedfejlődésében* – a mohák és páfrányok életciklusával szemben – az a legjellemzőbb, hogy a kétféle gametofiton szerveződése a kisebb és nagyobb méretű spórákban már a sporofitonon (a sporangiumokban) bekövetkezik, s így a sporofiton eredeti funkciója kiegészül módosul a fiatal gametofitonok fejlődéséhez szükséges táplálékanyagok biztosítása és a védelemnyújtás tekintetében. Ugyanakkor bizonyos viszonosság is tapasztalható, mert a sporofitontól később függetlenné váló női gamaetofiton a megtermékenyítés után fejlődésnek induló új, fiatal sporofitont (embriót) a kezdeti időszakban táplálékkal látja el és védi mindaddig, amíg önállósul és áttér az autotróf táplálkozásra.

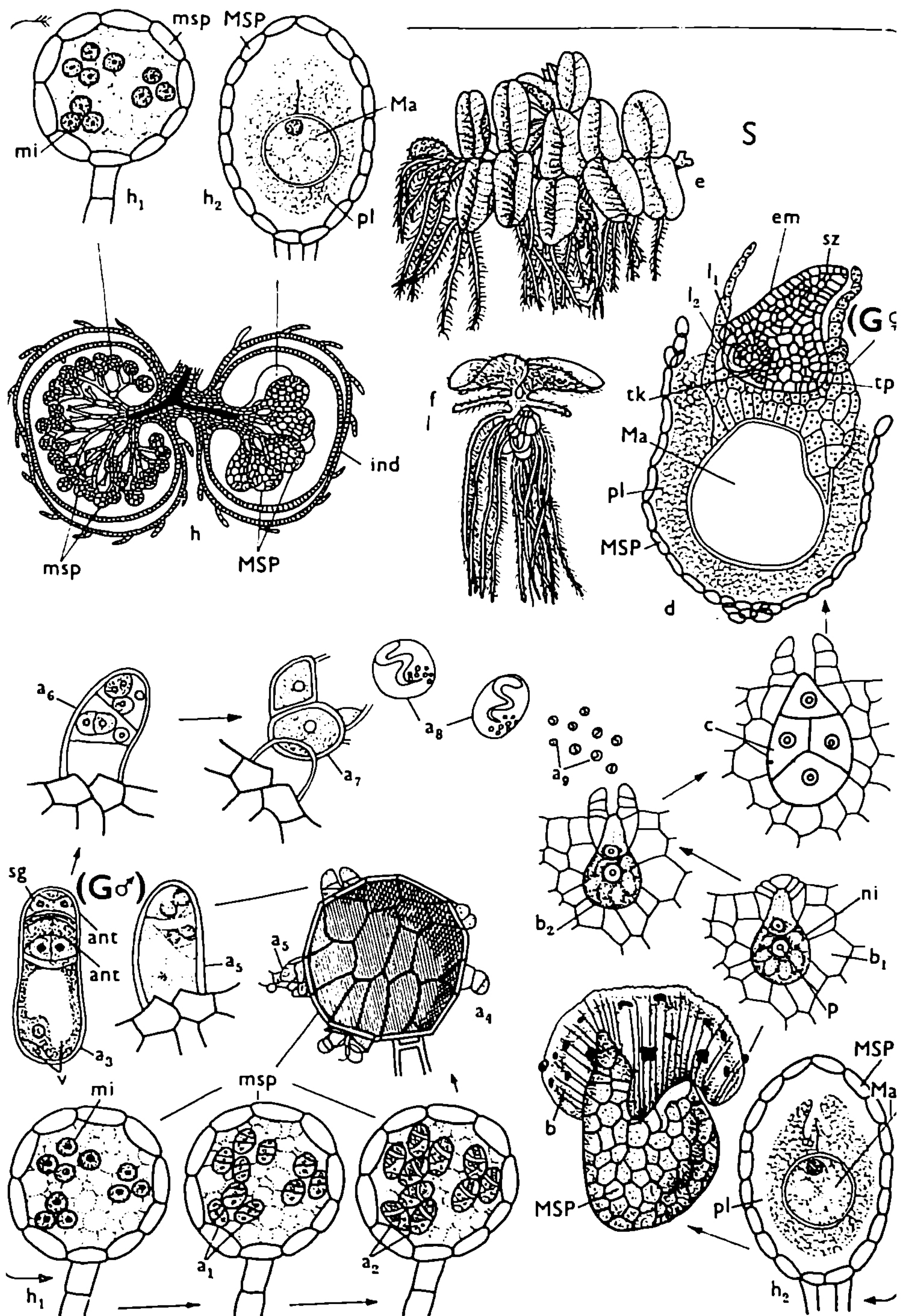
A *Selaginella*-félék jellegzetesen heteromorf egyedfejlődéséhez nagy vonásokban hasonló, de részleteiben nagyon is eltérő a vízi páfrányok rokonságába tartozó, nálunk is sok helyen előforduló rucaöröm *(Salvinia natans)* kétszakaszos életciklusának szerveződése (203. ábra). Ennek világosabb megértése céljából az a legjobb, ha nem a mikro- és makromeiospórákból, hanem a kifejlett diploid sporofitonból indulunk ki (e). A víz felszínén elterülő hajtásrendszerére nagyon jellemző, hogy közelfekvő szárcsomóin eredetileg három lomblevélkezdemény szerveződik, de csak kettőből fejlődik tipikus, kb. 12 mm hosszú zöld lomblevél, ún. *úszó levél*, a harmadikból sallangosan tagolódó, gyökérzetre emlékeztető és részben a gyökér funkcióját („nyers"-tápanyagfelvételt) végző, 30–40 mm hosszú ún. *vízilevél* alakul ki (f). Ez utóbbinak a tövi részén, egyes levélcimpák sajátos módosulása folytán, külön-külön csoportban, két rétegű buroktól *(induzium)* körülvéve differenciálódnak a hosszabb nyelű mikrosporangiumok és a rövidebb nyelű, nagyobb méretű makrosporangiumok (h, msp, Msp). Mindkét sporangiumnak egy-sejtrétegű fala van, s ezen belül tapétum-szövet alakul a központi sporogén szövet körül; a tapétum később feloldódik s mint periplazmódium, tápláló funkciót tölt be a meiospórák életfolyamataiban.

A mikro- és makrospórák a diploid spóraanyasejtekből itt is meiotikus (redukciós) magosztódással jönnek létre, tehát haploidok. A mikrosporangiumban (h_1) sok kisebb, a makrosporangiumban (h_2) azonban csupán egy, feltűnően nagy meiospóra marad aktív, és – ugyanúgy, mint a csipkeharasztban az egy-sejtmagvú mikro-, ill. makrospóra – nem hagyja el a zárva maradó, csoportos sporangiumokat, hanem azok belsejében, a habos (h_1) vagy tömöttebb (h_2) szerkezetű periplazmódiumtól körülvéve mitotikusan osztódni kezd, s ezzel kezdetét veszi (a spórafalon belül) a haploid hím, ill. a haploid női gametofiton (G) szerveződése. A továbbiakban először a hím gametofiton fejlődésmenetének néhány érdekes részletével ismerkedjünk meg.

Az idevágó 203. ábrán (h_1, a_1, a_2) azt láthatjuk, hogy az érett mikrospórák (mi) azonnali továbbosztódásából három sejt jön létre, a spórafalon belül (a_1). Mindegyik folytatja az osztódást, és az alsóból keletkező két sejt (a_2, a_3–v) a gametofiton vegetatív rendszerét képviseli, erősen redukált formában; a középső és felső sejtből pedig egy-egy hím ivarszerv, antherídium alakul, s ezekben két fali sejt és közöttük két olyan spermatogén sejt (a_2, a_3, ant_1, ant_2, sg) képződik, amelyek mindegyikéből – egyszeri osztódás után – két hím gaméta jön létre. Ez a folyamat mindvégig a sporangiumban maradó mikrospórában megy végbe, majd az ivarérett hím gametofitonok megnövekedve áttörik a mikrosporangium falát (a_4) és antheridiális pólusuk szabadra kerül, de vegetatív pólusuk továbbra is a sporangiumba mélyül (a_5). Itt tehát a csipkeharaszttal szemben jelentős szerveződésbeli eltérés az, hogy a mikrospóra falától körülvett, érett hím gametofiton nem hull ki, nem hagyja el a sporangiumot, hanem csupán tömlőszerűen kinő abból (a_4, a_6). Ezután a fali sejtek elnyálkásodnak, mindkét antherídium felnyílik (a_7), és a spermatogén sejtekből párosával képződő hím gaméták (a_8) a környező vízbe jutnak, majd a víz felszínére emelkedve, ott nagy számban szétterjednek (a_9).

A továbbiakban nézzük meg közelebbről, hogy mi történik a makrosporangiumban (h_2) maradó és a periplazmódiumba (pl) ágyazott egyetlen, érett, haploid makrospórában (Ma). Belőle sokszoros mitotikus osztódással a női gametofitonnak először a soksejtű, poláris szerveződésű vegetatív teste alakul ki, amely egyrészt a mélyebben fekvő, tápanyaggal (raktározott fehérjével, zsírcseppekkel és keményítőszemekkel) telt, „óriás" sejtből, másrészt az ehhez csatlakozó aprósejtű és később besüllyesztett női ivarszerveket (archegóniumokat) tartalmazó szövetből épül fel. Közben az egész makrosporangium leválik az anyanövényről (sporofitonról), a víz felszínére kerül, és egy-sejtrétegű falának fel-

203. ábra. Salvinia natans (rucaöröm), vízi páfrány kétszakaszos egyedfejlődése vázlatosan. – *a:* ▶ mikrogametofiton (G ♂) szerveződése a mikrosporangiumban (msp); *mi:* haploid mikrospórák a mikrosporangiumban; a_1: mikrospórán belül szerveződő (hím) mikrogametofiton háromsejtes állapotban; a_2: mikrospóra falán belül kialakult hím gametofiton, két antheridiummal, a még zárt mikrosporangiumban; a_4: mikrosporangium falát áttörő és részben szabadra kerülő hím gametofitonok; a_5: hím gametofiton szabadra került részlete, két antherídiummal, nagyobb nagyításban; a_3: teljes hím gametofiton felépítése: vegetatív sejtek (v) egy-egy hím ivarszerv, antherídium (ant); (*sg:* a két antherídium mindegyikében két-két spermatogén sejt alakul ki): a_6: érett antherídiumok; a_7: felnyílt antherídium nagyobb nagyításban; a_8: kikerült ivarsejtek (spermatozoidok) nagy nagyításban; a_9: spermatozoidok kisebb nagyításban; *b:* makrosporangiumban (Msp) maradó makrospórából (Ma) kialakult, és részben szabadra került női gametofiton (G♀); b_1: gametofiton testrészlet besüllyesztett zárt női ivarszerv, archegónium (*ni*) egy petesejttel (p), nagyobb nagyításban; b_2: felnyílt archegónium, petesejttel, megtermékenyítés előtt, nagyobb nagyításban; *c:* megtermékenyített petesejtből, diploid zigótából alakult, néhány sejtű diploid proembrió (sporofitonkezdemény) az archegóniumban; d: a makrosporangium (Msp) falán és a periplazmodiumon (p) belül, a makrospórából (Ma) szerveződött női gametofiton archegóniumában kialakult diploid embrió (fiatal sporofiton, *em:* egy sziklevéllel (sz), két lomblevélkezdeménnyel (l_1, l_2), hajtástenyészőkúppal (*tk*) és talprésszel (*tp*); *e:* kifejlett hajtásos növény (teljes értékű sporofiton, S) egy részlete; *f:* nóduszos hajtásrész két tipikus lomblevéllel, a gyökérré módosult harmadik, ún. vízi lomblevéllel, amelyen hólyagszerű mikro-, ill. makrosporangium-tartók (szóruszok) fejlődnek; *h:* közös tengelyen elhelyezkedő mikrosporangiumokat (msp), ill. makrosporangiumokat (MSP) tartalmazó szórusz, induziummal (ind) borítva, átmetszetben, nagyobb nagyítással; h_1: érett mikrosporangium, meiózissal létrejött haploid mikrospórákkal (mi), felnagyított hosszmetszetben; h_2: érett makrosporangium (MSP) meiózissal létrejött haploid makrospórával (Ma) és az azt körülvevő periplazmodiummal (pl), felnagyított hosszmetszetben



msp
MSP
Ma
mi
h1
h2
pl
S
e
em
sz
l1
l2
(G♀
tk
tp
f
l
Ma
ind
pl
MSP
msp
h
MSP
d
a6
a8
a7
c
a9
sg
(G♂)
ant
ant
a5
a5
a3
v
a4
b2
ni
b1
p
msp
mi
b
MSP
Ma
MSP
pl
a1
a2
h1
h2

repedése után – a szabálytalan nyíláson át – a női gametofiton archegóniumos szövete (b) kinő, s közvetlenül érintkezésbe jut a környező vízzel.

Az egy-egy petesejtet tartalmazó, besüllyedt archegóniumok (b_1-ni) csúcsukon felnyílnak (b_2), s így a közelben úszkáló hímivarsejtek egyike bejut a petesejthez és megtermékenyíti azt. Az egyesülésből képződő, diploid zigóta azonnal folyamatosan osztódik, majd néhány sejtű sporofiton-kezdemény (c) jelenik meg az eredeti sporangium-faltól részben még körülvett női gametofiton ivarszervében (archegóniumában). E kezdemény továbbra is az archegónium védelmében marad, s a gametofiton szövetéből átvett szerves táplálóanyagok felhasználásával, sokszoros osztódással és differenciálódással fiatal sporofitonná (embrióvá) szerveződik (d). Ebből az embrióból azután nyugalmi állapot nélkül fejlődik ki az önállóan táplálkozó, teljes értékű sporofiton, vagyis a már megismert, vízen úszó, zöld hajtásos növény (e, S).

A *Salvinia* egyedfejlődésében elsősorban az tűnik szembe, és jelent differenciáltabb szerveződést a sporofitonra nézve, hogy a különböző mértékben redukálódott hím és női gametofiton kifejlődése nem csupán a mikro-, ill. makrospóra falának védelme alatt történik, hanem a kétféle sporangium is eredeti funkcióján - a spóraképzésen – túlmenően mindvégig közreműködik a hím és a női gametofiton táplálásában, védelmében, elterjedésében, sőt az ivaros folyamat közvetett elősegítésében, valamint a női gametofitonban fejlődésnek induló új sporofiton-kezdemény tápanyaggal történő ellátásában is. Ily módon tehát a sporofiton reproduktív rendszerében a spórák és sporangiumok – miután eredeti funkciójukat befejezték – nem pusztulnak el, mint a harasztok nagy többségének spórái, vagy a mohák és teleptestű-növényeké. Ehelyett funkcióváltással a bennük kialakuló hím, ill. női gametofiton védelmében, életfeltételeinek biztosításában, valamint a női gametofitonban szerveződő új, fiatal sporofiton kezdeti táplálásának elősegítésében működnek közre. Ugyanakkor mind a hím, mind a női gametofiton önállósága teljesen megszűnik, s mindkettő csaknem egész életén át a sporofitonra van utalva.

A SPOROFITON HÁRMAS FUNKCIÓVÁLTÁSA A MAGVAS NÖVÉNYEK EGYEDFEJLŐDÉSÉBEN

Még nagyobb fokú a sporofiton szerepe a gametofiton, valamint az új, fiatal sporofiton gondozásában a legfejlettebb hajtásos növények, a maggal szaporodó nyitva- és zárvatermők körében. Ezzel a funkciógyarapodással természetesen együttjárnak további struktúra-módosulások, pontosabban másodlagos, ill. harmadlagos átalakulások a külsőleg és belsőleg egyaránt erősen differenciált sporofiton reproduktív rendszerében. Ennek ellenére a heteromorf-heterotallusz jellegű kétszakaszos egyedfejlődés megléte és törvényszerűségei e növényekben is minden nehézség nélkül kimutathatók, sőt a harasztok szerveződésével összefüggő leglényegesebb homológiák is jól felismerhetők. Mindezek alátámasztására – a sporofitonból kiindulva – vizsgáljuk meg közelebbről a nyitvatermők két képviselőjének (*Ginkgo* és *Pinus* nemzetség), valamint a zárvatermő növények egyedfejlődésének alapvető vonásait.

A *Ginkgo biloba* vagy páfrányfenyő kihalóban levő, nagy termetű fafaj, amely jelenleg már csak Kínában és Japánban honos, de díszfaként, parkokban, botanikus kertekben sok helyen előfordul (204. ábra). Legyező alakú, villásan elágazó erezetű lomblevelei, a hosszú szártagú hajtásokból eredő rövid hajtásokon fejlődnek; ugyanitt jönnek létre a spórákat képző szervek (sporofillumok, ill. sporangiumok) is. E heterospórás növénynek egyik jellemző sajátossága az, hogy fa termetű sporofitonja reproduktív szerveződés szem-

pontjából kétféle. Az egyiken (e) csak mikrospórákat produkáló levelek (mikro-sporofillumok vagy porzók) fejlődnek, füzérszerű csoportban, a másikon pedig (h) makrospórákat létrehozó, redukált leveleken (makrosporofillumokon vagy termőleveleken) elhelyezkedő makrosporangiumok szerveződnek. Itt tehát nemcsak a spórák, sporangiumok és sporofillumok tekintetében alakult ki ivari (hím vagy női jellegű) determináció, hanem az egész sporofitonra nézve is. Ilyen esetekben az egyedfejlődés sporofiton szakaszára is kiterjesztik – átvitt értelemben – a kétlakiság fogalmát, amelynek eredetileg az izo- és homomeiospórás növényekkel, általánosan csak a gametofiton szerveződésével kapcsolatban indokolt az alkalmazása. Miután azonban a magvas növényeken ugyanúgy, mint a heterospórás harasztokon (pl. *Selaginellán*, *Salvinián*) a mikrosporofillumban vagy porzólevélben maradó mikrosporából szerveződik a hím gametofiton, és a makrosporofillumon (termőlevélen) maradó makrospórából alakul ki a női gametofiton, így a *Ginkgo* kétféle sporofitonját egyrészt porzós (vagy „hím") egyednek, másrészt termőleveles, ill. „női" egyednek nevezik. – A porzós egyeden fejlődő mikrosporofillumok (ún. porzós virágok) nem levélszerűek, lényegében porzószálra és a mikrosporangiummal homológ pollenzsákra tagolódnak (f). Az utóbbiban – a sporogén szövetből – szabályos meiotikus magosztódással haploid értékű, egymagvú mikromeiospórák jönnek létre, és ezzel zárul a sporofiton életszakasz. E spórák a mikrosporangiumon (pollenzsákon) belül azonnal tovább osztódnak, s ezzel megindul a nagyon redukált hím gametofiton szerveződése a mikrospóra falán belül ($a_{1,\ 2}$). Néhány mitotikus osztódás után egyrészt a prothallium-sejt (pr), a nyélsejt (ny), a spermatogén sejt (sg), másrészt a valamivel nagyobb vegetatív sejt (veg), tehát csupán néhány sejt képviseli a fiatal hím gametofiton testét. További osztódással (a_3, a_4) a spermatogén sejtből összesen két fiatal spermatozoida (a_4–hi) keletkezik, amelyek később, amikor a pollenzsák (mikrosporangium) felreped és a mikrospórába zárt, néhány sejtű hím gametofiton (G♂) nagy számban a légáramlással a makrosporangiumra jut, sajátos, spirálisan futó csillangókoszorút fejleszt, s ennek révén aktív mozgásra képes (b_2).

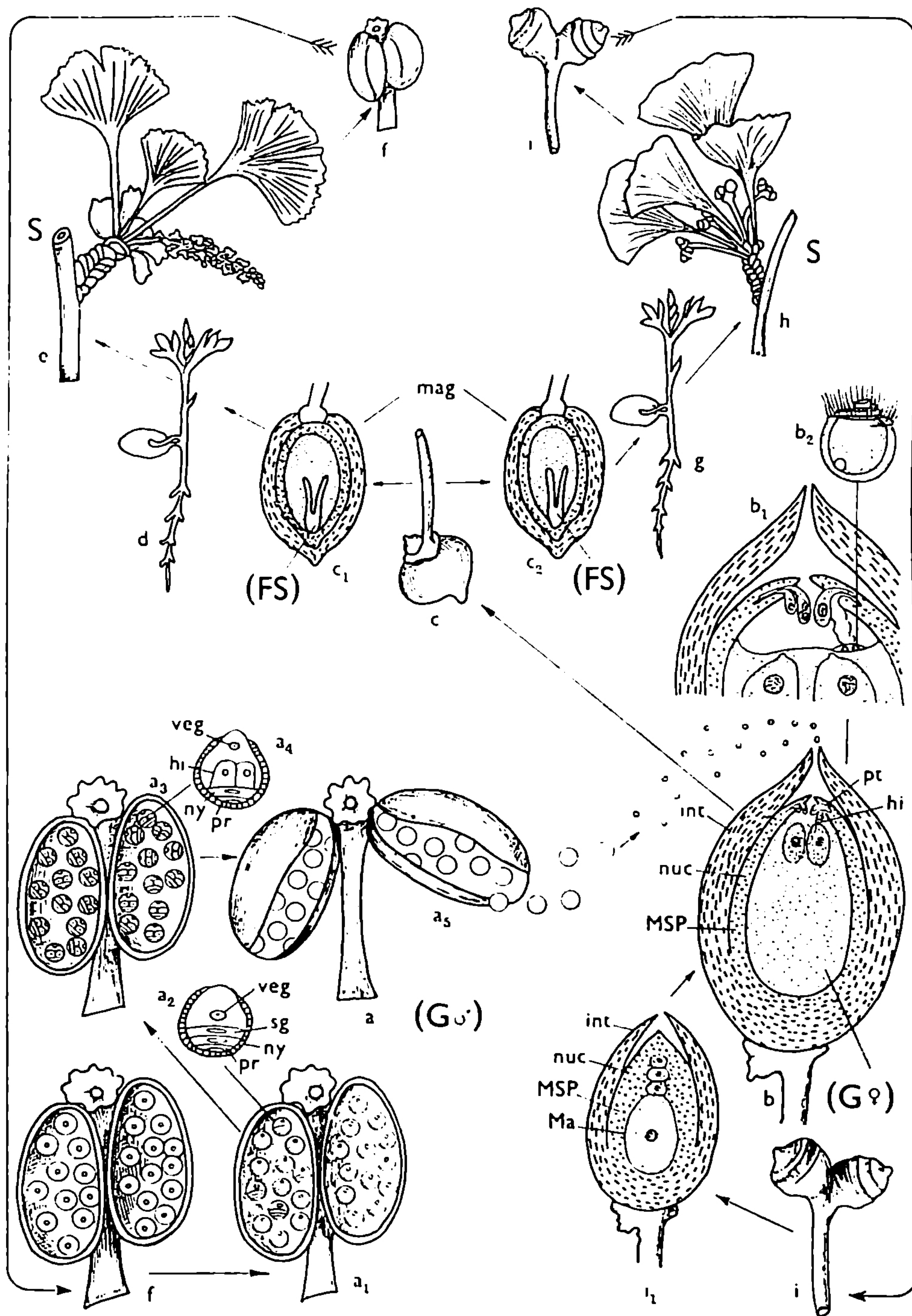
A *Ginkgo* ún. termőleveles egyedein maguk a makrosporofillumok csökevényesen vannak meg, s így a makrosporofiton reproduktív rendszerét a rövid hajtásokon többesével megjelenő, hosszú nyélen ülő makrosporangium-, ill. magkezdemény-párok, ún. „termős" virágok képviselik (h, i). Egy-egy magkezdemény egész fiatal korban még teljesen *homológ* a harasztok makrosporangiumával, csakhamar azonban a csúcson nyitott, többrétegű burok (integumentum) alakul ki a makrosporangium szövete (nucellusz) körül; ez új képződmény a magvas növényekben (i_1–int). A magkezdeményben egyébként már csak egyetlen diploid makrospóra-anyasejt képződik, s ebből meiotikus magosztódással négy, egymagvú haploid makromeiospóra jön létre. Mindegyik a sporangiumban marad, közülük azonban csupán egy lesz aktív (i_1–Ma); ez megnövekedve, sokszoros mitózissal osztódik, s ilyen módon kialakul benne a soksejtű női gametofitonnak tápanyagban gazdag, vegetatív szövete (b, G ♀), amely sokáig életben marad mint többféle szerves táplálóanyag tároló helye. E szövet csúcsi pólusán besüllyedve, csakhamar két női ivarszerv (egysejtű archegónium) differenciálódik, egy-egy haploid női gamétával (petesejttel). Ezzel ivaréretté vált a makrospóra falától és az integumentumos makrosporangium diploid szövetétől (nucellusz) körülvett, tehát a külvilágtól elzárt női gametofiton, vagy általános megnevezéssel az embriális zsák (csírazsák).

A fejlődés folyamatosságának, azaz a megtermékenyítésnek, a diploid zigóta kialakulásának, s utána az új fiatal sporofiton (embrió) szerveződésének az az előfeltétele, hogy a porzós virág felnyílt pollenzacskóiból (a_5) kiszóródó és szél útján terjedő pollenszemek, vagyis a mikrospóra falába zárt hím gametofitonok mindenekelőtt a magkezdeményre kerüljenek (megporzás), s utána a haploid hímivarsejt valamilyen módon az archegóniumban levő petesejthez jusson és azzal egyesüljön. Ez a folyamat a meleg égövi *Cycas*-félékhez hasonlóan a *Ginkgon* is azzal kezdődik, hogy a pollenszemek az integumentum nyílá-

sán, a mikropülén át a nucellusztól határolt üregbe (pollenkamrába) jutnak, ott a mikrospórafal felrepedése után elágazó tömlőt hajtanak és beékelődnek a nucellusz szövetébe (b–pt, b_1). A tömlők másik vége, az archegóniumokkal határos ún. archegóniumkamrába nőve elfolyósodik, s a tartalom, a közben ivaréretté vált „csillangókoszorús" két haploid hímivarsejttel együtt szabadra kerül; a pollentömlőkből kilépő hím gaméták (b_2) a környező nyálkás közegben önállóan mozognak, majd közülük egy behatol az egyik archegóniumba és egyesül a petesejttel. Az így megalakult diploid zigóta nem hagyja el a női ivarszervet, az archegóniumot, hanem abban szerveződik tovább fiatal sporofitonná (FS), egyrészt az eredeti makrosporangium védelme alatt, másrészt a női gametofiton vegetatív szövetének (az ún. elsődleges endospermium) raktározott anyagaiból táplálkozva és abba fokozatosan belenőve (c_1, c_2). A fiatal sporofiton, az embrió kifejlődésével párhuzamosan a magkezdeményből fokozatosan egy sajátos elterjesztő testrész, a mag szerveződik. Ennek során jellemző átalakulás következik be a magkezdeménynek különösen az integumentumában, ahol erőteljes másodlagos szövetgyarapodás és differenciálódás eredményeként a kialakuló magnak a héja egy külső, vastag, nedvdús – „húsos" – és egy belső, vékonyabb, kemény rétegre tagolódik. Ezzel szemben a nucellusz vékony marad és körülveszi az embriót övező táplálószövetet, amely – mint említettük – eredetileg a női gametofiton vegetatív szövete, de a gametofiton életszakasz befejeződése (megtermékenyítés) után is életben marad és funkcióváltással, raktározott keményítővel, s más tartalékanyagokkal megtelve a fiatal sporofiton táplálószövetévé (elsődleges endospermium) módosul. A *Ginkgo* hosszú kocsányon ülő, kellemetlen szagú, húsos magja, felépítése tekintetében nagyon hasonlít egyes zárvatermő növények (cseresznye, meggy) csonthéjas termésére. Amíg azonban a húsos és csontkemény réteg az utóbbiakon a termőlevél, ill. termő szöveteiből alakul ki, addig a *Ginkgo* esetében azok a magkezdemény integumentumából származnak, tehát a két szerv csupán analóg egymással, de fejlődésileg jelentős eltérés van közöttük.

A *Ginkgo* kétszakaszos egyedfejlődésében egyébként – az eddigiekkel szemben – elsősorban az jelent előrelépést és differenciáltabb szerveződést, hogy a makrosporofiton a saját reproduktív funkciója mellett nemcsak a női gametofiton teljes kifejlődését, védel-

204. ábra. Ginkgo biloba (páfrányfenyő) kétszakaszos egyedfejlődése, vázlatosan. – *a:* hím gametofiton (G♂) szerveződése a mikrosporofillumban (porzóban), ill. mikrosporangiumban *(f)* maradó mikrospórán belül; a_1: kialakulóban levő néhány sejtű haploid hím gametofiton a mikrospóra falán belül; a_2: előbbi nagyobb nagyításban (*pr* = protallium sejt, *ny* = nyélsejt, *sg* = spermatogén sejt, veg. = vegetatív sejt); a_3: egy gametofitonok fejlettebb állapotban a mikrospóra falán belül a mikrosporofillumban; a_4: egyike nagyobb nagyítással, a spermatogén sejtből szerveződő, két fiatal spermatozoidával (*hi*); a_5: felnyílt mikrosporofillum (porzó) kihulló és levegőáramlással terjedő pollenszemekkel (hím-gametofitonokkal); *b:* makrospórából (*Ma*) szerveződött soksejtű, két archegóniumot tartalmazó női gametofiton (G ♀), a burokkal, integumentummal (int) körülvett makrosporangiumban (*Msp*), *nuc* = nucellus, *pt* = nucellusba beékelődő pollentömlők zárt, ill. felnyílt állapotban, *hi* = csillangós spermatozoidok; b_1: előbbi csúcsi része nagyobb nagyításban; b_2: egy csillangókoszorús spermatozoida nagyobb nagyításban; *c:* az integumentumos makrosporangiumból (magkezdeményből) szerveződő húsos mag, habitusban; c_1: mag hosszmetszete hím jellegre determinált fiatal sporofitonnal (embrióval, FS) c_2: mag hosszmetszete női jellegre determinált fiatal sporofitonnal (embrióval, FS); *d:* „hím" egyed csíranövénye; *e:* kifejlett sporofiton (S) egyik rövid szártágú hajtása lomblevelekkel, porzós virággal (mikrosporofillumokkal; *g:* „női" egyed csíranövénye; *h:* kifejlett sporofiton (S) egyik rövidszártagú hajtása lomblevelekkel, páros magkezdeményből (makrosporangiumból) álló, „női" virág; *f:* mikrosporofillum (fiatal porzó); *i:* makrosporangium (magkezdemény) – i_1: magkezdemény hosszmetszet egy aktív és 3 elpusztuló makróspórával

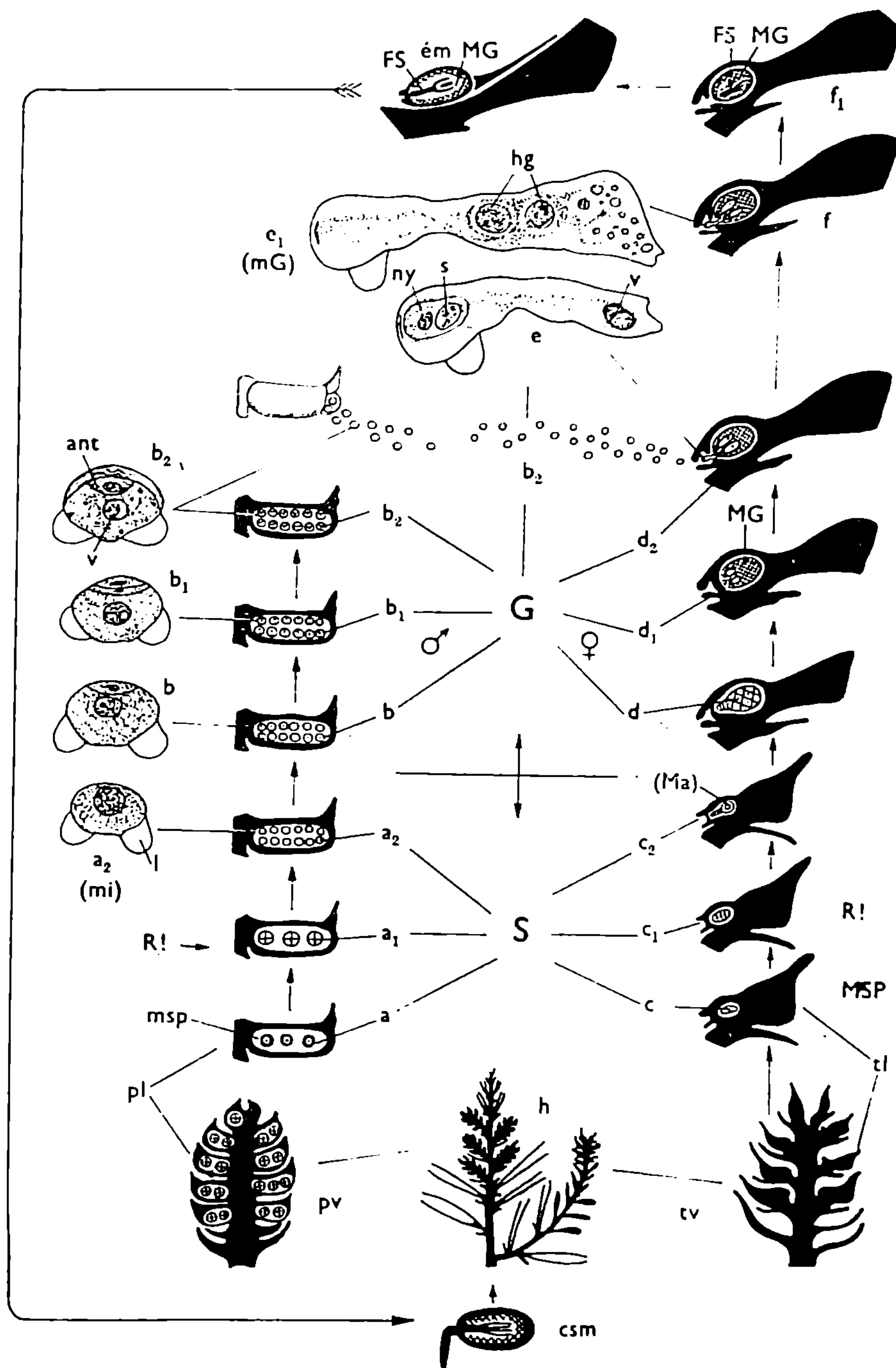


S
S
f
i
e
h
mag
b2
g
d
b1
c1
c2
(FS)
(FS)
c
veg
a4
hi
a3
ny
pr
pt
int
hi
nuc
MSP
a5
a2
veg
sg
ny
pr
a
int
nuc
MSP
Ma
b
(G♀)
f
a1
i1
i

mét és közvetve az ivarosfolyamatot segíti elő, hanem a mag létrehozása, azaz megtermékenyítés után a női gametofitonban képződő új sporofiton-kezdemény (kétszikleveles embrió) kezdeti életfeltételeinek a biztosításában is közreműködik. Tudnunk kell továbbá azt, hogy a *Ginkgó*ban, ugyanúgy mint a *Cycas*-félékben a megporzás és megtermékenyítés között több hónap is eltelik, és gyakran előfordul, hogy a magkezdemény megporzás után lehull az anyanövényről a talajra, és az ivaros folyamat, valamint az embrió- és magfejlődés ott következik be. Nemegyszer a mag embrió nélkül alakul ki. Végül azt is megemlítjük, hogy a *Ginkgo* makrosporofitonján – „női" egyedén – keletkező magvak (c) kétfélék; egy részükből (C_1) ugyanis kicsírázás után mikrosporofiton, vagyis porzós egyed (d, e), más részükből (C_2) pedig makrosporofiton, azaz termőleveles, ill. magkezdeményes egyed (g, h) fejlődik. A magvakban levő fiatal sporofitonok tehát közvetve ivarjellegre már determináltak, ami a harasztokkal szemben kétségkívül magasabb szintű differenciáltságot jelent a kétszakaszos egyedfejlődésben.

A heteromorf-heterothalluszos szerveződésnek további progresszióit figyelhetjük meg a fenyők kétszakaszos egyedfejlődésében. A fenyők – mint tudjuk – ugyancsak a nyitvatermőkhöz *(Gymnospermae)*, közelebbről a toboztermők *(Coniferae)* körébe tartoznak. Közülük példaként elsősorban a nálunk is jól ismert erdei fenyővel foglalkozunk, és itt is az erősen fejlett, fa termetű sporofitonból indulunk ki (205. és 207. ábra). Ez először is abban különbözik a *Ginkgó*tól, hogy egylaki, tehát ugyanazon az egyeden jönnek létre, de külön-külön hajtáson vagy hajtásrendszeren (h) a porzós (pv) és a termőleveles (tv) virágok, más szavakkal: külön-külön tobozban csoportosulnak a porzólevelek (pl), ill. a termőlevelek (tl), amelyek a fenyőkben is a heterospórás harasztok mikro-, ill. makrosporofillumainak felelnek meg. Egyébként a porzólevél pollenzsákjában (mikrosporan-

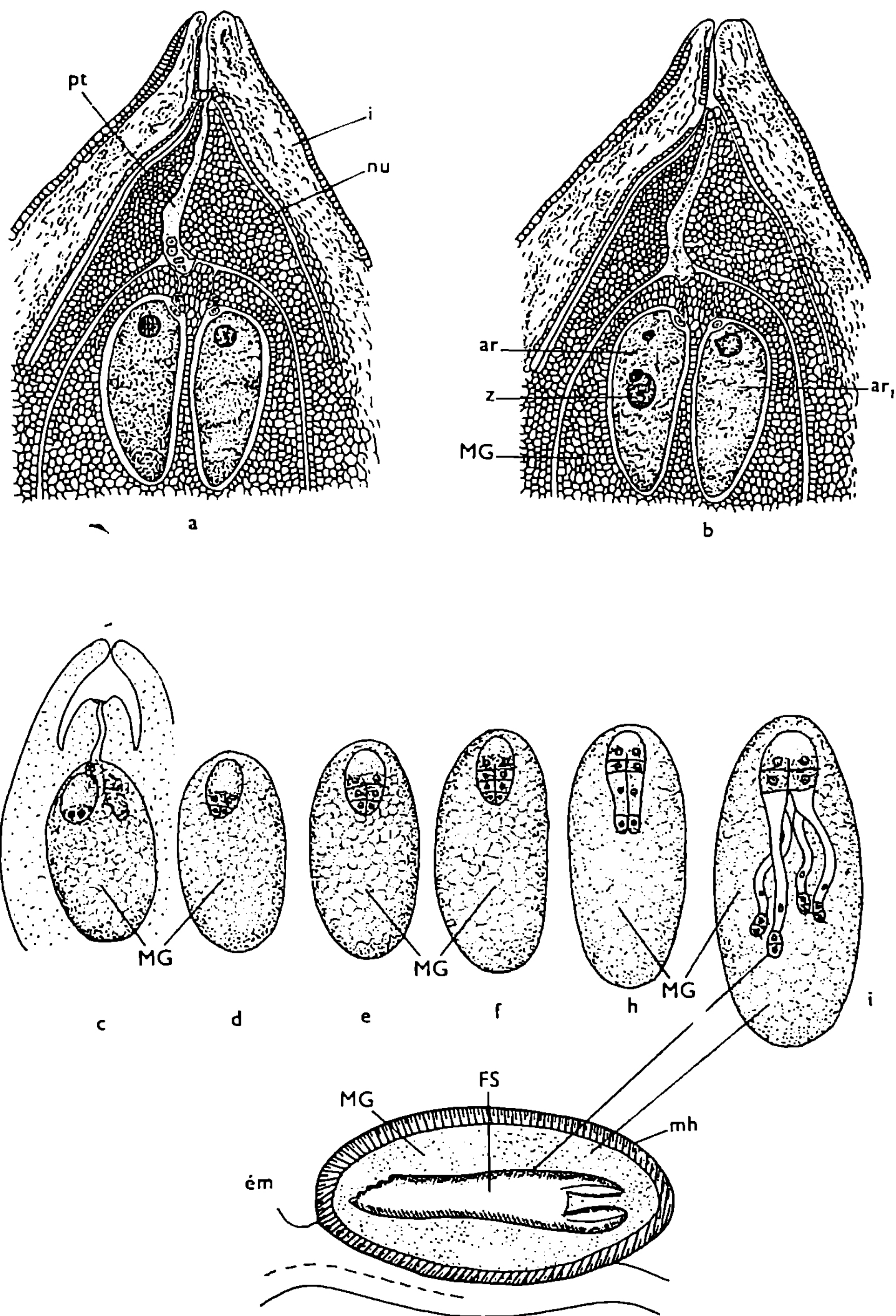
205. ábra. Pinus silvestris (erdeifenyő) kétszakaszos egyedfejlődése, a sporofitonon belül szerveződő hím és női gametofitonnal s az utóbbiban kifejlődő új fiatal sporofitonnal (embrióval). Vázlatos rajzsorozat. – *ém:* érett mag a fiatal sporofitonnal (többszikleveles embrióval, FS), elsődleges endospermiummal és maghéjjal; *csm:* csírázó mag, növekedésnek induló fiatal sporofitonnal; *h:* egylaki sporofiton (S) hajtásrendszerének egy részlete, vegetatív tűlevelekkel és mikrosporofillumos (porzóleveles, *pl*), ill. makrosporofillumos (termőleveles, *tl*) hajtásokkal; *pv:* porzósvirág; *tv:* termőleveles virágzat; *msp:* a mikrosporofillumon kialakuló mikrosporangium, pollenzsák, diploid mikrospóra-anyasejtekkel (*a*); *R!:* az anyasejtek meiotikus (redukciós) osztódásából, négyesével, tetrádokban képződő mikrospórák; a_1: mikrospóratetrád; a_2: érett, egymagvú, haploid mikromeiospórák a pollenzsákban, és közülük egy (*mi*) felnagyítva; *b:* a hím gametofiton szerveződésének kezdete (első mitotikus osztódás) a mikrosporangiumban maradó mikrospórában; b_1: mikrospóra falától körülvett, fejlődő hím gametofiton, két, fal menti prothallium – és egy nagyobb központi sejttel; b_2: továbbfejlődő hím gametofiton, a központi sejt osztódásából kialakuló, vegetatív – (v) és antheridiális (ant) sejttel; *MSP:* a makrosporofillumon kialakuló makrosporangium, integumentumos magkezdemény, diploid makrospóra-anyasejttel (c); *R!:* az egyetlen anyasejt meiotikus (redukciós) osztódásából négy haploid makrospóra (c_1) keletkezik; c_2: makrosporangium három elpusztuló és egy megmaradó (Ma) megnövekedő egymagvú makromeiospórával; *d:* a női gametofiton vegetatív szövetének szerveződése, sokszoros mitotikus osztódással, az aktív makrospóra falán belül; d_1: a makrosporangiumban és makrospórán belül fejlődő női gametofiton, a vegetatív szövettől körülvett, egy-egy petesejtet tartalmazó két női ivarszervvel (archegóniummal); d_2: a makrosporofillumon, makrosporangiumon és makrospóra falán belül kifejlődött ivarérett női gametofiton, a pollentömlőt hajtó (e) hím gametofitonnal; *f:* a makrosporofillum és a sporangium védelme alatt bekövetkező megtermékenyítés kezdete, a két hímivarsejtet (hg) tartalmazó pollentömlő (érett hím gametofiton, m G) behatolása az egyik archegónium nyílásához; f_1: megtermékenyítés után, a fiatal sporofiton (embrió, FS) kezdeti szerveződése a női gametofiton vegetatív szövetén (MG) belül; *G:* a heterotallikus hím (♂) és női (♀) gametofiton fejlődésmenete a sporofitonon ▶


FS
ém
MG
FS
MG
f_1
hg
f
c_1
(mG)
ny
s
v
e
ant
b_2
b_2
b_2
MG
d_2
v
b_1
b_1
G
d_1
♂
♀
b
b
d
(Ma)
a_2
c_2
l
a_2
(mi)
R!
a_1
S
c_1
R!
MSP
msp
a
c
tl
pl
h
pv
tv
csm

giumában, msp) az eddigiekhez hasonlóan megy végbe a haploid mikromeiospórák képződése, a mikrosporogenezis, vagyis a diploid anyasejtekből (205. ábra, a) meiotikus osztódással (R!), tetrádokban kialakuló, haploid mikrospórák (a_1), szétválva és egy-egy légzacskót (l) fejlesztve érett állapotba kerülnek (a_2, mi). Ezzel zárul ezen a vonalon a sporofiton életszakasz, és mitotikus magosztódással megindul – a helyben maradó mikrospórán belül – a nagyon redukált hím gametofiton szerveződése (b). Kialakul az egy, majd két vagy több prothallium-sejt (a spórafal mentén) és a nagyobb központi sejt (b_1); az utóbbiból újabb osztódással létrejön (b_2) a vegetatív sejt (v) és a hím ivarszervet képviselő antheridiális vagy generatív sejt (ant). A néhány sejtből felépülő és a mikrospóra légzacskós falától teljesen körülvett hím gametofiton ilyen állapotban (mint pollenszem) hagyja el a felnyíló mikrosporangiumot vagy pollenzacskót, s igen nagy számban, szél útján terjed el és kerül részben a termőlevélen fejlődő magkezdeményre, ahol a *Ginkgo*hoz hasonlóan tovább fejlődik (tömlőt hajt; d_2, f).

Áttérve a termőleveles virágzatban (tv) lejátszódó szerveződési folyamatokra, mindenekelőtt azt kell kiemelnünk, hogy itt (a *Ginkgo*val szemben) a makrosporofillumok jól fejlett, lemezes szervek (tl), amelyeknek a tövében, a felső oldalán két magkezdemény (egyrétegű integumentummal burkolt makrosporangium, Msp) fejlődik. Ezekben ugyanolyan lépéssel (c, c_1, c_2), meiotikus osztódással (R!) következik be a diploid makrospóra-anyasejtből a négy haploid makromeiospóra kialakulása (makrosporogenezis), mint a *Ginkgo*ban, és ugyanúgy a sporofiton életszakasz befejezéseként csak egy makrospóra (Ma) marad aktív. Ennek sokszoros mitotikus osztódásával, lényegében a *Ginkgo*hoz hasonló, két archegóniumos női gametofiton (MG) szerveződik, amely szintén a makrosporangiumba zárva, a makrosporofillumon (termőlevélen) éri el ivarérett állapotát (d, d_1, d_2). A szél útján történő megporzás után, a néhány sejtű hím gametofitont képviselő pollenszemek az integumentum-nyíláson (mikropilén) át a nucellusz szövetéhez jutnak, s ott a vegetatív sejt – áttörve a pollenszem falát – tömlőt hajt (d_2, e), majd benne az antheridiális (generatív) sejt egy nyél- (ny) és egy spermatogén (s) sejtre osztódik; ez utóbbiból csakhamar két hím gaméta (spermasejt, e_1–hg) jön létre, s ezzel a hím gametofiton teljes értékű (ivarérett-) állapotba kerül. Itt azonban a *Cycas*- és *Ginkgo*-féléktől eltérően a hímivarsejteknek (e_1–hg) már nincs mozgásszervük, csillangójuk, tehát önálló mozgást nem végeznek, hanem az archegónium nyílásáig – nyaki részéig – hatoló pollentömlő (f, 206. ábra, a) közvetítésével, s annak elnyálkásodó csúcsán át jutnak be az egyik archegóniumba, s ott egyikük egyesül a haploid petesejttel (206. ábra, b–z).

A diploid zigótából mitotikus osztódással megindul az új sporofiton szerveződése, kezdetben csupán az archegóniumban. Először két, majd négy, nyolc, végül 16 sejt keletkezik egymás felett, négy szintben úgy, hogy minden szintben négy sejt helyezkedik el. A 206. ábrán feltüntetett hosszmetszeten (c–f), szintenként csak két-két sejt látható. A fejlődés további menetében (206. ábra, h, i, ém), a legalsó szint négy sejtjének mindegyikéből, többszörös osztódás után négy embriókezdemény *(proembrió)* lesz, amelyek közül azonban rendszerint csak egy fejlődik embrióvá (fiatal sporofitonná, ém–FS). A következő szint négy sejtje erősen megnyúlik, osztódik, átszakítja az archegónium határhártyáját, behatol a női gametofiton vegetatív szövetébe (elsődleges endospermiumba, MG) és mint csírafüggesztő vagy szuszpenzor működik. Ezzel kapcsolatban megemlítjük, hogy a szuszpenzor-képződés a *Ginkgo*hoz viszonyítva progressziót jelent és differenciáltabb embriószerveződésre utal. Különben pedig a kialakult magot itt is az integumentumból differenciálódó szárnyas maghéj burkolja, amely azonban nem húsos, mint a *Ginkgó*n, hanem csak néhány sejtrétegből áll. Alatta a már említett elsődleges endospermium (raktározott anyagokkal telt, tápláló szövet, MG), majd középen az általában több-szikleveles embrió (FS) helyezkedik el (205., 206. ábra, ém). Végül érdekes kitérni arra is, hogy az erdei fenyőn és egyes rokonain a mag beérésenek időtartama elég



206. ábra. Pinus sp. (fenyő) magkezdeményének csúcsi részlete (a, b, c,) behatoló hím gametofitonnal (pollentömlővel, *pt*), egyik archegóniumon belül (*ar*) megtermékenyülő petesejttel (Z) és a diploid zigótából szerveződő fiatal sporofiton (FS), vagy embrió kialakulásának néhány fázisával (c–i); *ém:* kialakult mag az embrióval (FS), a női gametofiton vegetatív szövetével (elsődleges endospermium, MG) és maghéjjal (mh); i = integumentum; nu: nucellus

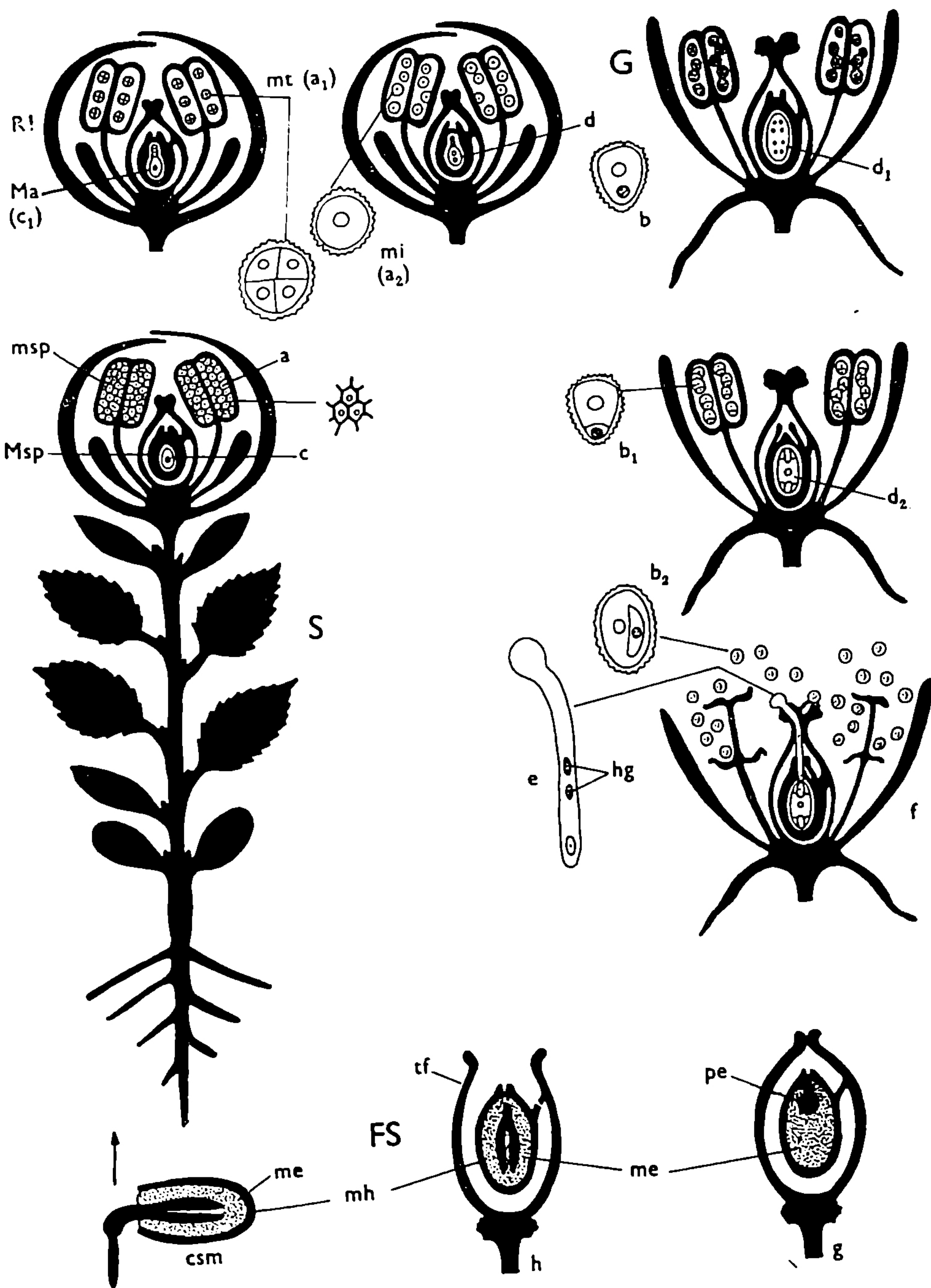


207. ábra. Az erdeifenyő hajtásrendszerének egy részlete ez idei – (e), előző évi (m) és két év előtti – (h) vegetatív hajtásokkal, valamint termőleveles (tv), porzóleveles (pv) virágokkal, és másodéves, éretlen- (ft) és harmadéves, érett (ét) tobozzal

hosszú, mert a megporzástól számítva a megtermékenyítés (ivari folyamat) kb. egy év múlva történik, miután megporzáskor a női gametofiton általában még nincs kifejlődve. A megtermékenyítés és az érett mag kihullása közötti idő is kb. egy évre tehető. Ilyen módon az erdei fenyő hajtásrendszerén (207. ábra) egyidejűleg megfigyelhetjük az idei hajtásokon a termőleveles virágokat (e–tv), az egyéves hajtásokon a fiatal, zárt tobozokat (m–ft), az idősebb hajtásokon pedig a szétnyílt pikkelyű, érett tobozokat. Ezekből szárnyas magvak hullnak ki, s a talajra kerülve, megfelelő viszonyok között kicsíráznak (205. ábra, csm) és a fiatal sporofitonból teljes értékű sporofiton, sok évig élő fa termetű növény fejlődik.

Megismerve a fenyőfélék egyedfejlődésének leglényegesebb vonásait, elérkeztünk a növényvilág legszervezettebb képviselőihez, a zárvatermő magvas növények kétszakaszos egyedfejlődésében kialakult törvényszerűségek megbeszéléséhez (208. ábra). Mindenekelőtt tudnunk kell, hogy a fejlődéstörténet során ezekben a növényekben következett be egyrészt mind a hím, mind a női gametofiton legnagyobb mértékű visszafejlődése (redukciója), másrészt a sporofiton szaporító rendszerének, a virágnak a fenyőféléket jelentősen túlszárnyaló differenciálódása nagyon változatos és egyes rokonsági egységekre jellemző kialakulása, illetőleg további, új funkciókra történt, sok irányú módosulása. Az

208. ábra. Zárvatermő magvas növénykétszakaszos (heteromorf-heterothallikus) egyedfejlődésének ▶ menete a virágon belül, vázlatosan. – *csm:* csírázó mag; *me:* másodlagos endospermium; *mh:* maghéj; FS = csírázásnak indult embrió (fiatal sporofiton); S: kifejlett, virágos sporofiton; *msp:* mikrosporangium (pollenzsák); MSP: makrosporangium (integumentumos magkezdemény); *a:* mikrospóra-anyasejtek; *c:* makrospóra-anyasejt; *mt*, a_1: mikrospóratetrád; *Ma* (c_1): a makrospóratetrád, az aktív egymagvú haploid makromeiospórával; *mi*, a_2: érett egymagvú haploid mikromeiospóra; *d:* a makrospóra magjának első mitotikus osztódása, a női gametofiton (G ♀) szerveződésének kezdete; d_1: a női gametofiton – nyolc magvas állapotban; d_2: ivarérett női gametofiton a sporangiumon és termőn belül; *b*, b_1, b_2: hím gametofiton szerveződése a mikrospórafalon belül *e:* tömlőt hajtó pollenszem (érett hím gametofiton) két csillangó nélküli hím gametával (*hg*); *f:* megporzás utáni pollentömlő-fejlődés és behatolás a bibén-bibeszálon át a magkezdeményben levő női gametofitonba (embriális zsákba); *g:* magfejlődés; *pe:* proembrió; *me:* másodlagos endospermium; *mh:* maghéj; FS: fiatal sporofiton (embrió); G: gametofiton



R!
Ma
(c1)
mt (a1)
d
mi
(a2)
b
G
d1
msp
a
Msp
c
b1
d2
S
b2
e
hg
f
tf
pe
FS
me
mh
me
csm
h
g

egyik leglényegesebb sajátság, amely a zárvatermőket a nyitvatermőktől élesen megkülönbözteti, az, hogy a termőlevél vagy *karpellum*, amely itt is a heterospórás harasztok makrosporofillumának felel meg, önmagával vagy többesével, belül üreges szervvé, termővé *(pisztillum)* nő össze. Ez, mint az előző fejezetben olvashattuk, többnyire három részre, nevezetesen a pollenszemet felfogó bibére *(sztigma)*, a bibeszálra *(sztilusz)* és az üreges magházra *(ovárium)* tagolódik (S). Az utóbbinak a belsejében, rokonsági egységekre jellemző elhelyezkedésben *(placentáció)*, magánosan vagy kisebb-nagyobb számban fejlődnek ki az egy-két integumentumos magkezdemények (Msp). Ezek fiatal korukban – az integumentumtól eltekintve – a heterospórás harasztok makrosporangiumának felelnek meg; így elsődleges főfunkciójuk a haploid makrospóra létrehozása, amely lényegileg ugyanúgy folyik le, mint a fenyőfélékben. Az egyetlen diploid makrospóra-anyasejtből (c) tehát – meiotikus osztódással (R!) – kialakul a négy makromeiospóra, egy-egy haploid sejtmaggal, s ezzel lezárul az egyedi fejlődés sporofiton szakasza (a_2). E spórák nem hullnak ki a sporangiumból, mint az izo- és homomeiospórás harasztok esetében, hanem ugyanúgy, mint a heterospórás harasztokban, ill. a nyitvatermőkben – a zárva maradó makrosporangiumon (magkezdeményen) belül szerveződnek tovább nagyon redukált női gametofitonná. A négy makrospóra közül a fajok nagy többségében csak egy marad aktív (Ma, c_1), s ebből szerveződik, három egymást követő (mitotikus) osztódással (d, d_1, d_2) a nagyon redukált nyolc-sejtmagvas női gametofiton (embriális zsák). Ebben bizonyos átrendeződés után megfigyelhető, egyrészt a mikropile felé eső póluson az egy petesejtből és két segítő sejtből (szünergida) álló petekészülék, valamint az ellentétes póluson a három ellenlábas sejt (ún. antipód csoport), másrészt a középre húzódó két sejtmag egyesülése folytán létrejött másodlagos, diploid mag.

Mind a kétszikű- mind az egyszikű növények némely nemzetségében azonban előfordul, hogy a női gametofiton (embriális zsák) más módon szerveződik, ill. nem csupán egy, hanem több makrospóra is részt vesz a kialakításában. A változatos lehetőségeket a mellékelt táblázatos összeállítás szemlélteti (209. ábra).

Az egyedfejlődés gametofiton szakaszának másik vonalát a nagy számban képződő hím gametofiton képviseli; kialakulásukat, mint az eddig tárgyalt növényekben is, megelőzi a haploid mikromeiospórák létrejövetele a mikrosporangiumban. Ez a folyamat a heterospórás, harasztok ill. a fenyők mikrosporofillumaival egyenértékű, de már többnyire nem lemezes, hanem porzószálra és portokra tagolódó porzók fiatal pollenzsákjában (mikrosporangiumában) következik be (msp). Itt a szokásos módon, tehát a sporogén szövetből kialakuló diploid mikrospóra-anyasejtek (a) meiotikus osztódásával (R!) keletkeznek négyesével, nagy mennyiségben a mikrospóratetrádok (mt, a_1), majd ezek szétválása után az egy sejtmagvú, haploid mikromeiospórák (mi, a_2). Ezzel zárul a sporofiton életszakasz, de a spórák nem szóródnak ki, hanem a még mindig zárt portokban maradva, a mikrospóra-falon belül azonnal tovább szerveződnek nagyon redukált, többnyire csak két sejtből álló, haploid hím gametofitonná (b, b_1, b_2). Lehetséges, hogy a vegetatív és generatív sejt közül az utóbbi a portokon belül még egyszer osztódik, s így már itt kialakul a csillangó nélküli két hím gaméta (pl. sok egy-sziklevelű, s néhány két-sziklevelű növényben). A két hím gaméta (hg) azonban a legtöbb zárvatermőben később jön létre a pollentömlőben (e).

Amikor a pollenszemek – a mikrospóra-fallal körülvett hím gametofitonok – az említett két- vagy háromsejtes állapotba kerülnek, a portok szövetei és a pollenzsák (tehát az eredeti mikrosporangium) felnyílik, s a pollenszemek különböző módon a termő bibéjére kerülnek (megporzás), majd ott tömlőt hajtanak a bibeszálon át a magház üregébe, onnan pedig a magkezdeményben (makrosporangiumban) elhelyezkedő embriális zsákba, vagyis a női gametofiton belsejébe (f). Itt a tömlőfal csúcsa és a vegetatív mag felszívódik, a két hímivarsejt bejut az embriális zsákba, s közülük az egyik általá-

Embriózsák-típusok	Makrosporogenezis			Makrogametogenezis			
	Makrospóra anyasejt	I. osztódás	II. osztódás	III. osztódás	IV. osztódás	V. osztódás	Érett embriózsák
Monospórás, 8 sejtmagvú *Polygonum*-típus							
Monospórás, 4 sejtmagvú *Oenothera*-típus							
Bispórás, 8 sejtmagvú *Allium*-típus							
Bispórás, 4 sejtmagvú *Weddelina*-típus							
Tetraspórás, 8 sejtmagvú *Fritillaria*-típus							
Tetraspórás, 16 sejtmagvú *Drusa*-típus							
Tetraspórás, 16 sejtmagvú *Pyrethrum*-típus							
Tetraspórás, 16 sejtmagvú *Peperomia*-típus							
Tetraspórás, 16 sejtmagvú *Penaea*-típus							
Tetraspórás, 8 sejtmagvú *Anthemis*-típus							
Tetraspórás, 8 sejtmagvú *Plumbagella*-típus							
Tetraspórás, 8 sejtmagvú *Plumbago*-típus							
Tetraspórás, 8 sejtmagvú *Adoxa*-típus							
Tetraspórás, 8 sejtmagvú *Tulipa*-típus							
Tetraspórás, 8 sejtmagvú *Eriostemon*-típus							

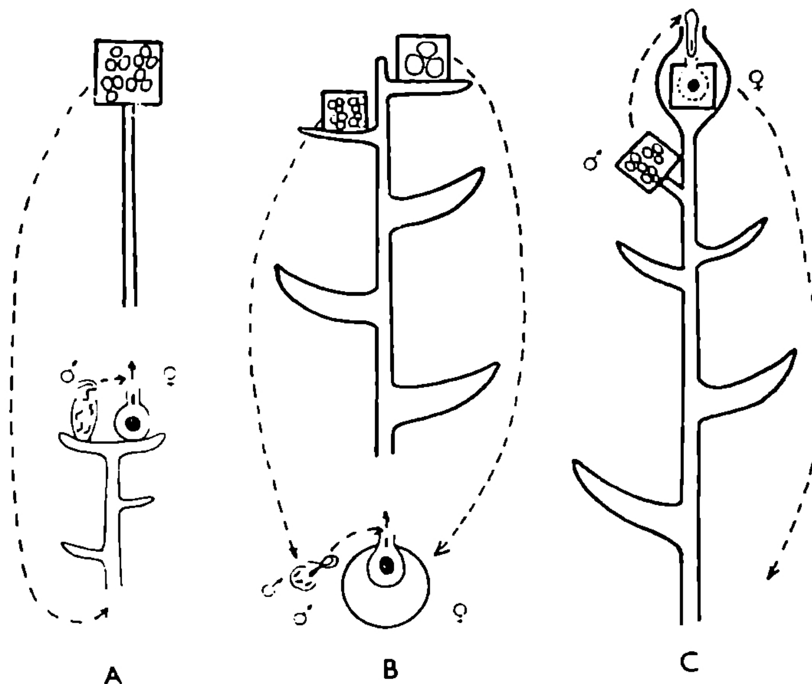
209. ábra. A makromeiospórák képződése (makrosporogenezis) és az egy- vagy több makrospórából, a makrogametogenezis során szerveződő érett női gametofiton (embriális zsák) típusai és kialakulási viszonyai a zárvatermők körében, vázlatosan (Magyarázat a táblázatos ábrán)

ban a haploid petesejttel, a másik a diploid központi sejtmaggal egyesül. Ez a *Navasin*, ill. *Guignard* által felfedezett kettős megtermékenyítés nagyon érdekes és kizárólag a zárvatermőkben fordul elő. A megtermékenyített petesejtből (a diploid értékű „embriális" zigótából) fokozatos mitotikus osztódással és differenciálódással, különböző proembrió (pe) állapoton át új, fiatal sporofiton, azaz embrió alakul ki. A megtermékenyített diploid központi magból, más szóval a triploid „endospermális" zigótából pedig sokszoros osztódás után a belső tápláló szövet, a másodlagos endospermium (me) jön létre, amely a csíra részére különböző tartalék táplálóanyagokat tartalmaz; sok növényben visszafejlődik és a csíra sziklevelei veszik át a szerepét (pl. bab, borsó). Az embrió és az endospermium kifejlődésével párhuzamosan, vagyis a magfejlődés során (g) a magkezdemény nucelluszából – a tulajdonképpeni makrosporangium szövetéből – fajra jellemzően többnyire perispermium, az egy vagy két integumentumból pedig a maghéj (mh) fejlődik ki.

A zárvatermőkben a magfejlődéssel egyidejűleg az egy vagy több makrosporofillumnak megfelelő termőből nagyon változatos felépítésű termés szerveződik. Ennek szöveteivel a mag héja gyakran összenő, s így egységes szerv alakul ki (pl. búza, kukorica szemtermése). A termőlevélen, makrosporofillumon kívül a virág más részei is részt vehetnek a mag, illetve a csíra védelmében és elterjesztésében (pl. áltermések), sőt előfordul, hogy az egész virágzat együttmarad és – mint terméságazat – egységes testrészként válik le a növényről és terjed el (pl. füge). Mindezekből azt látjuk, hogy a zárvatermők körében igen magasfokú egyrészt a gametofiton védelme, táplálása, másrészt az új, fiatal sporofiton életfeltételeinek és elterjesztésének a biztosítása, ami az eredeti sporofiton szakaszban a reproduktív hajtás, illetőleg hajtásrendszer nagyon bonyolult szerveződésében jól visszatükröződik.

Egybevetve a hajtásos növények kétszakaszos egyedfejlődésével kapcsolatos testalakulási viszonyokat, végső fokon tehát azt tapasztaljuk, hogy a magvas növények körében – a szárazföldi életmódhoz történő fokozottabb alkalmazkodás következtében – a sporofiton általában sokkal hosszabb életű, erőteljesebb fejlődésű, tagoltabb testalkatú, mint a viszonylag rövid életű, nagyon redukált struktúrájú, önálló életre alkalmatlan, s így parazita életmódra berendezkedő gametofiton. Ezzel függ össze az is, hogy a sporofiton mind nagyobb mértékben vesz részt a fokozatosan redukálódó gametofiton kifejlődésének, fennmaradásának és funkciójának elősegítésében. Ugyanúgy benne következik be a gametofitont követő új, ivartalan szakasz testének a kialakulása (embrió), kezdeti táplálkozása, védelme és elterjesztéssel összefüggő berendezésének differenciálódása (mag). Az utódvédelmet segíti elő – amint arra többek között a *Ginkgo-*, fenyőfélék fejlődésmenetének tárgyalásakor már rámutattunk – a sporofiton megfelelő szerveinek (makrosporangium, makrospóra) funkció- és struktúra-változással összefüggő másodlagos, ill. harmadlagos alakulása, ami egyrészt erőteljes növekedésben, másrészt egymást követő külső és belső differenciálódásban nyilvánul meg.

Az ilyen irányban történő szerveződés legmagasabb fokát a zárvatermőkben tapasztaljuk. Itt ugyanis a sporofitonon belül nemcsak a makrospórára és a makrosporangiumra hárul eredeti hivatásukon túlmenő működés, hanem a makrosporofillumra, sőt olykor a sporofiton reproduktív hajtásának egyéb részeire is. A funkció-cserével összefüggő másodlagos és harmadlagos átalakulások eredményezik azokat a feltűnő morfológiai különbségeket, amelyek egyrészt a heterospórás harasztok egyszerű felépítésű reproduktív hajtása, másrészt a zárvatermők virága között mutatkoznak. Ha azonban fejlődéstanilag hasonlítjuk össze és értékeljük a kétféle hajtás leglényegesebb részét, megállapíthatjuk, hogy alapjában véve azonos értékű testrészekből alakul mindkét reproduktív hajtás, neve-



210. ábra. A kétszakaszos egyedfejlődés progressziója, a haploid gametofiton fokozatos redukciója, a sporofiton erőteljes differenciálódása, módosulása a lombos moháktól (A) a heterospórás harasztokon át (B) a zárvatermő növényekig (C), vázlatosan. A haploid fázist vékony vonal, a diploid fázist vastag vonal jelzi

zetesen a makrosporofillumokból és mikrosporofillumokból. Ezek mellett azonban a zárvatermők virágjában olyan levelek is megjelennek (virágtakaró levelek), amelyek a harasztok és a legtöbb nyitvatermő reproduktív hajtásán még hiányoznak.

Annak bemutatására, hogy a lombos mohákból kiindulva egyrészt a heterospórás harasztokon, másrészt a zárvatermőkben milyen jellegű és mértékű a gametofiton redukciója és ugyanakkor a sporofiton reproduktív rendszerének fokozatos differenciálódása, utalunk a 210. ábrán közölt összehasonlító vázlatrajzra. Ezenkívül hivatkozunk még a zárvatermők virágának sok egyéb olyan tulajdonságára és strukturális berendezkedésére is, amelyek a reprodukcióra (szaporodásra, fajfenntartásra) történő legmagasabb fokú szerveződést bizonyítják. Ezekkel a viszonyokkal egyébként az egyik előző fejezetben, a virág tárgyalása során már megismerkedtünk.

A KÖRNYEZET, AZ ÉLETMÓD ÉS A TESTALAKULÁS ÖSSZEFÜGGÉSEI

A NÖVÉNYEK ALKALMAZKODÁSA

A mintegy 400 ezer fajt számláló növényvilág az egyenlítőtől a sarkvidékig, a tengerektől a sivatagokig mindenütt megtalálható. A klímaviszonyok: a hőmérséklet és változásai, a csapadék mennyisége, továbbá a talaj összetétele, abban egyes életfontosságú elemek hiánya vagy bősége hatással vannak a növények testalakulására: befolyásolják és formálják a testalkat kifejlődését. A környezet és életmód formáló erejét leginkább a magasabbrendű hajtásos növényeken tapasztalhatjuk. Ezek vegetatív szervei, gyökerük, száruk és levelük gyakran átalakul, metamorfózison megy át. Egyes esetekben ez a metamorfózis abban nyilvánul meg, hogy az azonos termőhelyen vagy klíma alatt élő különböző növényfajoknak többé-kevésbé megegyező testformájuk alakul ki, fiziognómiájuk egymáshoz hasonló.

Gyakran beható vizsgálatokra van szükség annak megállapítására, hogy a különleges testformák milyen alapszervekre vezethetők vissza, mert a kifejlett szervek külalakja és funkciója tévútra vezethet. Ha azonban egy-egy szervnek minden morfológiai sajátságát fejlődéstani alapon figyelembe vesszük, akkor megállapítható annak eredete.

A környezet és életmód olyan jellegzetes mértékben alakíthatja a növények testalkatát, hogy belőle a növény környezetére és életmódjára is visszakövetkeztethetünk. A növények szervei olyképpen módosulnak, és olyan sajátságokkal rendelkeznek, amelyek különösen alkalmassá teszik őket élettevékenységüknek az adott körülmények között való végzésére. Például jellegzetes és más növényekétől eltérő testalkata fejlődik a vízben alámerült, vagy a víz színén úszó növényeknek; úgyszintén a sivatagokban, a szinte állandó vízhiánnyal küzdő szárazságtűrőknek, avagy a tél és nyár váltakozását elviselő mérsékelt övi növényeknek. A heterotróf táplálkozás is – különösképpen a parazitizmus – nagymértékben módosíthatja, átalakíthatja, sőt visszafejlesztheti az egyes szerveket.

A testalakulást kétségtelenül legerélyesebben a növény vízgazdálkodása befolyásolja. Száraz vidékeken a vízellátás nehézségei hatással vannak a növekedésre is. A növényi sejtek feszes, vízbő állapotának, ún. turgeszcenciájának a csökkenése gátlólag hat a növekedés egyes fázisaira. Száraz talajokon – *Schumacher szerint* – tipikus törpenövés *(nanizmus)* figyelhető meg. Nedves atmoszférában ezzel szemben a szártagok és levélnyelek erőteljesen megnyúlnak, a levélfelület megnagyobbodik és elvékonyodik. Gyakran előfordul, hogy a szárazságtűrő növényeken mutatkozó testalakulási viszonyok függetlenek a vízhiánytól és a tápsók hiányára vezethetők vissza. Így pl. a nitrogén hiánya a vízhiányhoz hasonló testalakulást hozhat létre. Ha meggondoljuk, hogy az egyes sók, de még a talaj P_H-ja is szerepet játszik az anyagcserében, akkor megérthetjük, hogy a táplálkozási viszonyok mennyiségileg és minőségileg befolyásolják a növekedést és testalakulást.

Sűrű növénytársulásokban még a fényért folyó konkurrens küzdelem is számottevően

testalakító hatású, és egyes növényfajok a társuláson belül csak nagyfokú alkalmazkodással képesek fennmaradni.

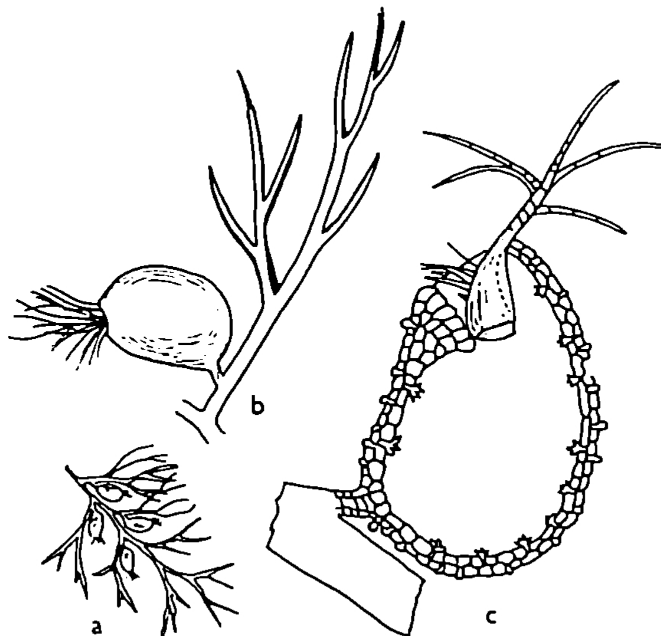
A következőkben a környezet, az életmód és testalakulás legalapvetőbb összefüggéseit mutatjuk be, jellemző példákon.

A VÍZINÖVÉNYEK VAGY HIDROFITÁK TESTALAKULÁSA

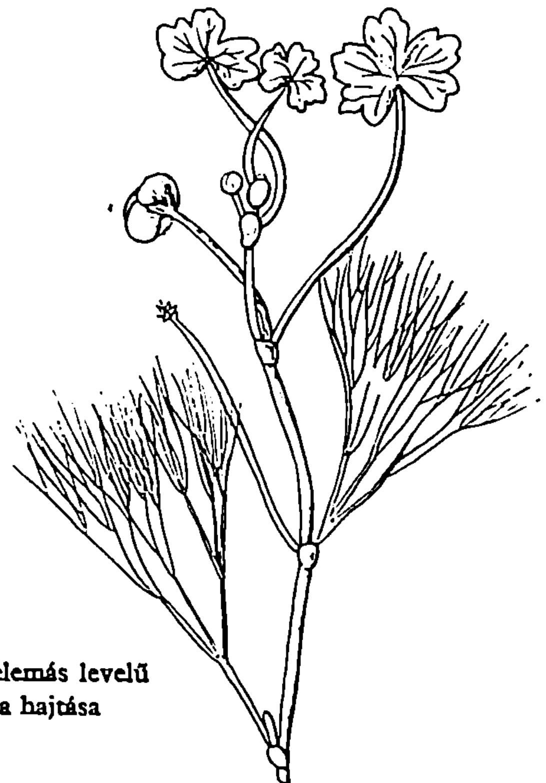
Életkörülményeik folytán a vízinövények igen különböző felépítésűek. Vannak teljesen alámerülten élő *(submers)* növények, mások leveleiket a víz színén úsztatják vagy szétterítik *(emers)*, és végül ismeretesek ún. *amfibikus* formák, amelyek testének nagy része a víz alatt van, de egyes hajtásai és virágjai a víz fölé emelkednek – a szárazföldi növényekhez hasonlóan. Ezek a növénytípusok átvezetnek a mocsári növényekhez *(helofiták)*, amelyeknek csak a gyökerük és alsó, mélyen fekvő rügyeik merülnek a vízbe.

Különleges felépítésűek az alámerült levelek és szárak. A submers növények a széndioxid, oxigén és ásványi anyagellátásukat nem annyira a talajból, mint inkább a vízből szerzik. Egyes úszó növények ennek következtében egész életük folyamán gyökértelenek mint pl. a rence *(Utricularia)* (211. ábra).

Egy liter levegő kb. 210 ml oxigént és 0,3 ml széndioxidot tartalmaz. Ezzel szemben egy liter 20 C°-os vízben – levegővel telített állapotban – csak kb. 6,36 ml oxigén, viszont 0,3 ml széndioxid van oldva. A vízben alámerülten élő növényeknek tehát nem áll kevesebb széndioxid rendelkezésükre, mint a szárazföldön élőknek, azonban oxigénkészletük lénye-



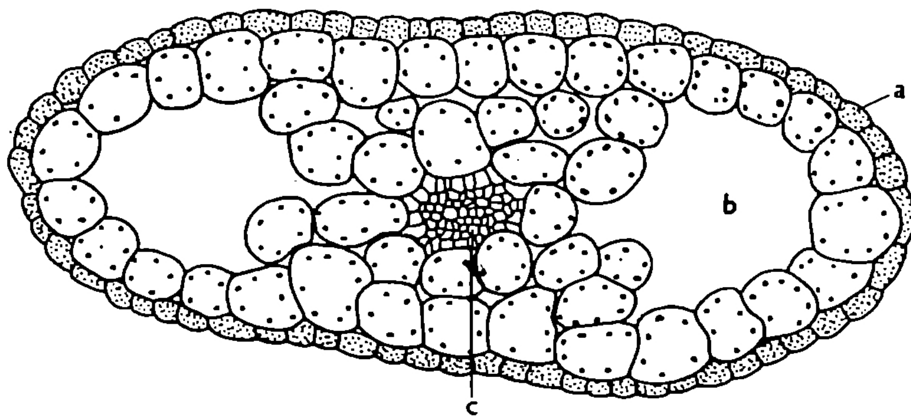
211. ábra. A rence hajtásrészlete (a, b) és rovarfogó tömlőjének hosszmetszeti képe (c)



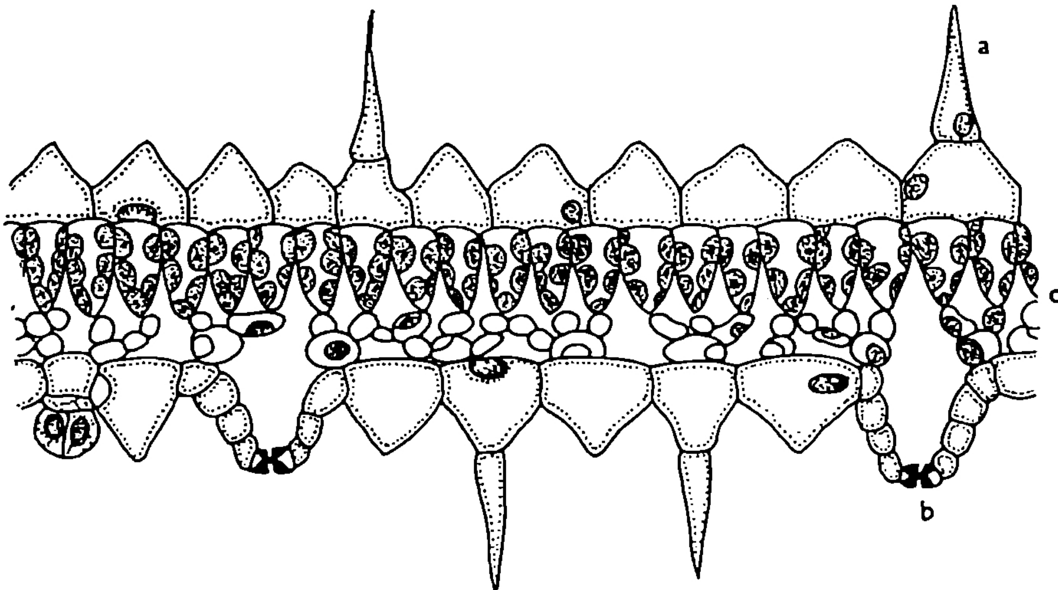
212. ábra. A felemás levelű víziboglárka hajtása

gesen kevesebb. Az epidermiszsejteknek (bőrszövet) kétségtelenül igen vékony külső fala fejlődik a vízben alámerült hajtásokon. A felületüket bevonó finom kutikula-réteg alig akadályozza a gáz, víz és a sók beáramlását. A vízben fennálló lassú gázdiffúzió, és a viszonylagos sószegénység nagyobb fokú felületgyarapodást vált ki a vízinövények általában finom és vékony, lédús levelein. Ezért gyakran megfigyelhető, hogy a vízben alámerült levelek fonalasan, sallangosan tagolódnak. Az úszó és a levegőben álló levelek ezzel szemben kevésbé tagoltak. Ezért aztán a csak részben vízben élő növények igen gyakran felemás levelűek (212. ábra).

A vízinövények klorofilltartalmú epidermiszén többnyire nincsenek gázcserenyílások és a szárazföldi növényeket gyakran jellemző szőrképletek. A levél alapszövete általában nem differenciálódik, hanem egyforma gömbölyű sejtekből áll. Közöttük nagy sejtközötti járatok vannak – a víz áramlásának és gázdiffúziónak az elősegítésére.



213. ábra. A *Zannichellia palustris* (mocsári tófonal) vízben alámerült levelének keresztmetszete, *Schenk* nyomán (a – bőrszövet; b – levegőjárat; c – központi szállítónyaláb)



214. ábra. Ruellia partellea (Acanthaceae) trópusi árnyéknövény levelének szöveti szerkezete (a – élő szőr; b – gázcserenyílás; c – asszimiláló alapszövet)

A tág sejtközök *levegőtárolók* is, a növény lebegését segítik elő a vízben. A vízszállító elemek nagyon visszafejlődnek, sőt teljesen hiányozhatnak. A víz felhajtó ereje szükségtelenné teszi a szilárdító elemek kialakulását is. A gyorsan áramló vízekben legfeljebb a szállítóanyalábok központi elhelyezkedése biztosítja a kellő szakítószilárdságot (213. ábra).

Különleges szerveződésként a vízinövények leveleinek a csúcsán vagy egyebütt speciális felépítésű víznyílások vagy vízmirigyek jönnek létre, amelyeken a felesleges víz a testből távozik.

Egyes oxigénszegény mocsarakban, különösen a trópusi mocsárerdőkben gyökerező, mangrove növényeken a talajjal ellentétes irányban, a mocsárból kiemelkedő gyökerek fejlődnek, amelyek laza szöveteiken keresztül biztosítják a kívánt oxigén- és gázcserét. Ezek a légzőgyökerek gyakran hatalmas tömegben boríthatják el a mocsárerdők talaját.

A SZÁRAZFÖLDI NÖVÉNYEK TESTALAKULÁSA

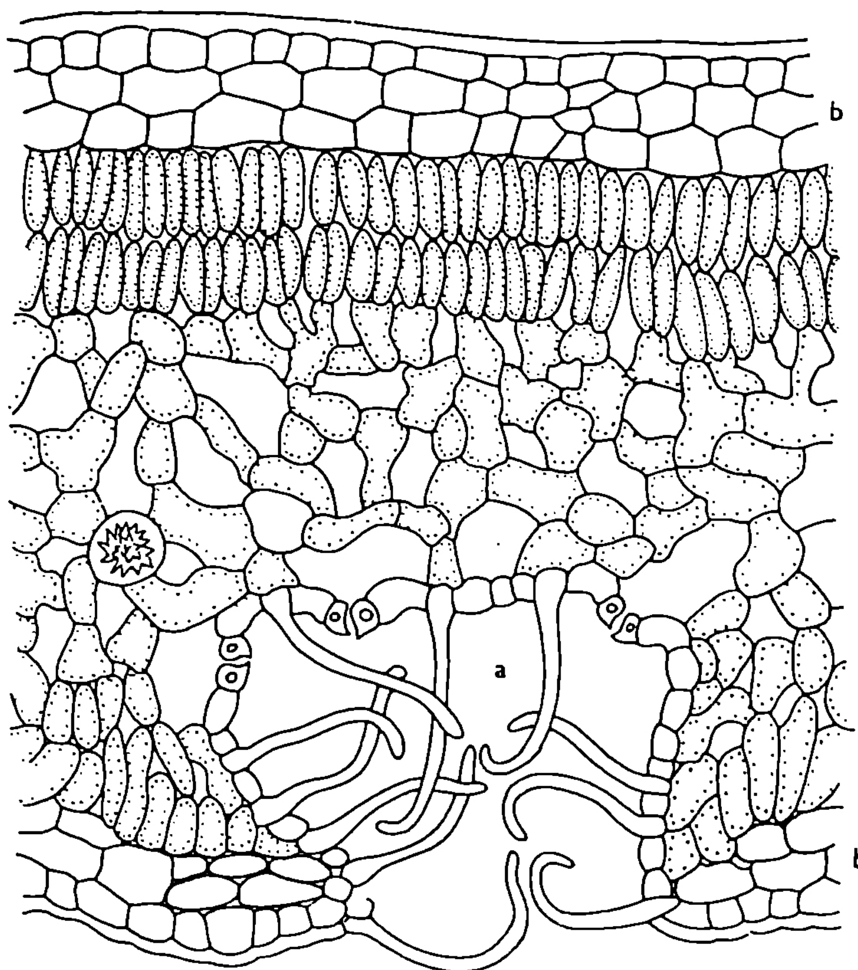
A szárazföldi növények igen változatos testfelépítésűek aszerint, hogy állandóan nedves vagy mérsékelten nedves, avagy száraz környezetben élnek. Ennek megfelelően különböző alkalmazkodási módokat figyelhetünk meg rajtuk, amelyek testfelépítésükben is megmutatkoznak.

ALKALMAZKODÁS AZ ÁLLANDÓAN NEDVES KÖRNYEZETHEZ

A szárazföldi növények egy része vízbő talajon, párás atmoszférában él. Ezek a nedvességkedvelő higrofiták. Főleg árnyéklakók: árnyas, párás, esőerdőkben élnek. Testfelépítésükben olyan sajátságok vannak, amelyek a fokozottabb párolgást segítik elő. Ennek következtében száraz levegőn hamar elhervadnak és elszáradnak. Testalakulásukban sok esetben hasonlítanak a vízi és mocsári növényekre.

A *higrofiták* nagy, vékony és nedvdús leveleket fejlesztenek. Levélfelületük lehet szőrtelen, de többnyire tartalmaz számos élő szőrképletet, papillákat vagy trichomákat, amelyek felületet jelentékenyen megnövelik, és ezzel a párolgást fokozzák. Úgyszintén elősegítik a párolgás fokozódását a bőrszövetből erőteljesen kiemelkedő légzőnyílások, és a felesleges vizet kipréselő mirigyszőrök is. – A levéllemez vékony, ennek ellenére alapszövete tagolt: asszimiláló oszlopos parenchima-szövetre és laza, szivacsos átszellőztető szövetre különül; az érhálózat (szállítószövet-rendszer) is lazább; a szilárdító szövet hiányzik (l. 214. ábra).

Különösen trópusi őserdőkben – ahol a lombkorona sokszor zárt rendszert alkot, és az aljnövényzethez alig hatol le fény –, a derengő sötétségben élő árnyéklakóknak még a levél-bőrszövetében is fejlődnek zöld színtestek, ahol egyébként nem fordulnak elő. Itt tehát a levél bőrszövete is bekapcsolódik az asszimilációs tevékenységbe, s a növény a rendelkezésére álló csekély fényt is hasznosítani tudja.



215. ábra. A *Nerium oleander* (leánder) levelének keresztmetszete (a – páratelt külső légudvar szőrökkel és gázcserenyílásokkal; b – többsoros bőrszövet)

A SZÁRAZ TERMŐHELYEN ÉLŐ NÖVÉNYEK TESTALAKULÁSA

Sivatagi vagy félsivatagi vidékeken a talaj gyakran hosszú ideig száraz. Az időszakosan lezúduló, nagyobb mennyiségű csapadék hamar felszárad és a talaj gyakran berepedezik. A gyökérzetnek igen mélyen kell a talajba hatolnia, hogy a talajvizet elérje. 1–2 m-es mélységben is rendkívül erélyes a talaj vízkötése. Ezért a szárazságtűrő növényeknek igen hosszú gyökerük fejlődik.

Különleges testalkatuk van egyes szélsőséges száraz területeken élő növényeknek. Mindenekelőtt a sivatagok, a sztyeppek, továbbá a száraz sziklák növényei és számos fán lakó (epifita) növény tartozik ide. Testszerveződésük egyes berendezései a vízfelvétel és vízgazdálkodás eredményességét segítik elő, míg mások védelmet biztosítanak a nagyfokú besugárzás és felmelegedés ellen. A szárazságtűrő növényeknek kicsiny, örökzöld leveleik vannak, amelyek gyakran bőrneműek és nedvszegények. Ezért keménylombú fáknak vagy cserjéknek nevezik őket. Ilyen a babér, a mirtusz és a leánder *(Nerium oleander).* Az apró sejtű, vastag falú alapszövetet a levélben többnyire szilárdító elemek is merevítik. A párolgás csökkentésére a bőrszövetet vastag viasz vagy kutikula-réteg fedi, a gázcserenyílások pedig mélyen besüllyednek a bőrszövet szintje alá. Felettük gyakran páratelt terek képződnek (külső légudvar), amelyeket szőrök is boríthatnak. Ezek a berendezések a párolgás erőteljes visszaszorítását eredményezik (215. ábra). A bőrszövet szintén többrétegűvé válhat, ami az erős sugárzásnak kitett belső szöveteket védi.

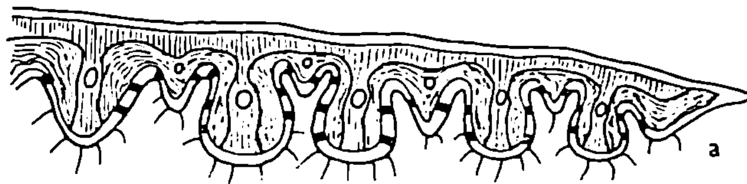
A túlzott felmelegedést a levél ferde, vertikális elhelyezkedése akadályozza meg. Például az ausztráliai eukaliptusz-fák nyeles, sarló alakú, idős levelei függőlegesen lecsüngenek az ágakon. Így jönnek létre az árnyéktalan erdők. De a legeredményesebben a párologtató felületek kisebbedése csökkenti a párolgást. Ilyen pl. a szárazság beálltával bekövetkező lombhullás. Törpenövés (nanizmus) is megfigyelhető. A párologtató felület csökkenését szolgálja a csekélyebb számú elágazás, úgyszintén a fejlődő lombozat csökkenése, továbbá a szár és a levéllemez visszafejlődése, sőt redukciója. A párologtató felület gyorsan lecsökkenhet a levelek bepödrődése következtében, ami különösképpen a sztyeppek füvein figyelhető meg (216. ábra). Ilyenkor a gázcsere-nyílások a pödrődés folytán kialakuló belső üregbe kerülnek, ahol könnyen kialakulnak páratelt terek a párolgás további visszaszorítására.

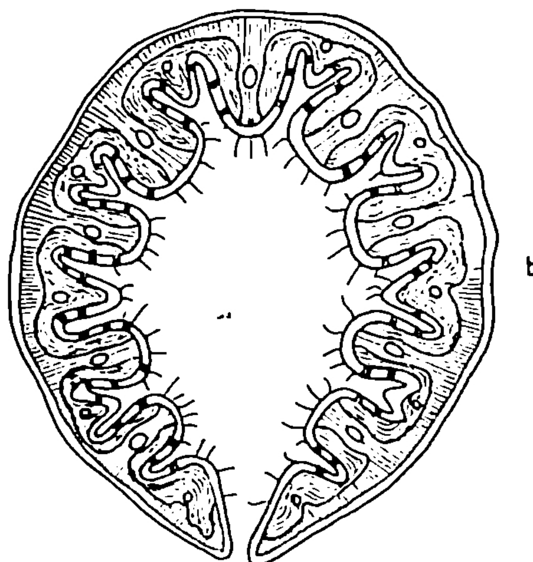
A tengerpartok sós talaján és légkörében élő növények levelei csupán apró pikkelyek. Ezt láthatjuk a Keleti-tenger partján élő *Salicornia herbacea* nevű halofitán (217. ábra).

A levélfelület redukciója együttjár az asszimilációs felület csökkenésével. Ennek a hátránynak a kiegyenlítésére jelentős asszimilációs szövet képződhet magában a hajtástengelyben. Ez megnyilvánul külsőleg a hajtástengely élénkzöld színében. A szár ellaposodása is bekövetkezhet, ami azt a levélhez teszi hasonlóvá. Ennek folytán a szár átveheti a levél asszimilációs tevékenységét. Levélszerű szár, a *fillokládium* lapos hajtás *(kladodium)*, s különösen egyes kaktuszokon figyelhető meg. Az *Opuntia species* hajtástengelye kiszélesedett és ellaposodott, s asszimilációs tevékenységet fejt ki. A levelek viszont tövisekké alakultak át, és a védelmet biztosítják. A tövises bokrok és száraz erdők jellemzők a mérsékelt övi csapadékszegény vidékekre is. Az egész levél, vagy csak a levélalap, egyes esetekben pedig az oldalágak is átalakulhatnak tövisekké. Ilyenkor virágok, levelek, illetőleg termések fejlődhetnek rajtuk. A tövisek igen változatosak: növényfajonként lehetnek egyszerűek vagy többfelé elágazók. A sóskaborbolya levéltövisei a hajtás különböző szintjeiben más és más alakúak: vannak köztük elágazó és el nem ágazó tövisek (218. ábra). A kökény ágtövise szintén nagyon jellegzetes – a rajta kora tavasszal kifejlődő virágokkal.

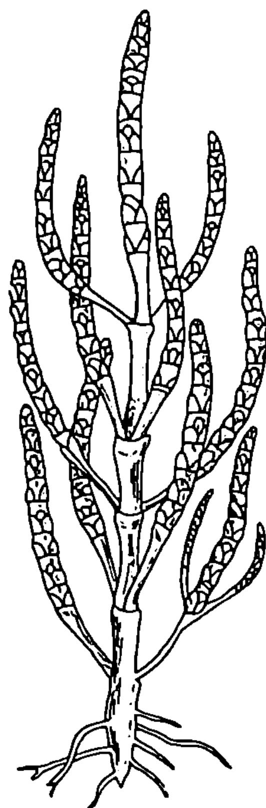
Különösen érdekes testfelépítésűek egyes fán élő orchideák, amelyeknek nem csupán a levele, hanem a szára is nagyrészt visszafejlődik, és az ellaposodott, megzöldült léggyökerek a rögzítés és tápanyag-felvétel mellett még asszimilációt is végeznek, mint pl. a *Taenophyllum* nemzetség egyes fajai (219. ábra).

Sok szárazságtűrő növény a párolgás csökkentése mellett a rövid esőperiódus alatt vizet raktároz el különleges víztároló szövetekben a hosszabb szárazság idejére. Egyes borsfélék és fikuszfélék leveleik több rétegű bőrszövetében képesek vizet tartalékolni. Az ennél szárazabb környezetben élő afrikai *Aloe* fajok kard alakú, húsos, vastag le-





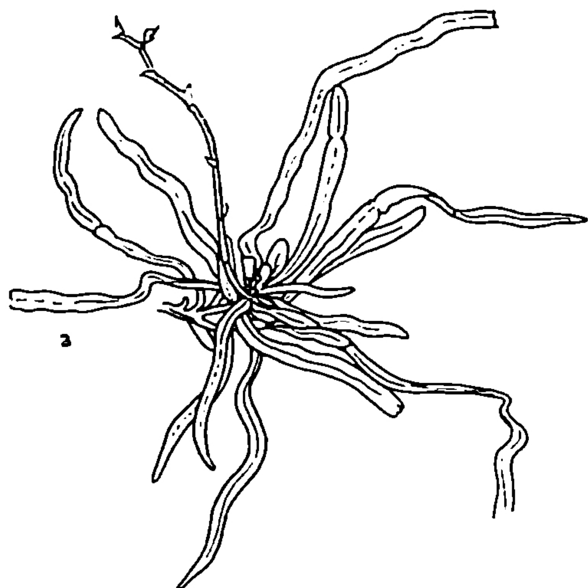
216. ábra.
A kunkorgó árvalányhaj levélkeresztmetszete (a – szétterült, b – bepödrött állapotban)



217. ábra. A sótűrő *Salicornia herbacea* (sziksófű) habitusképe, pikkelyszerű levelekkel



218. ábra. A sóskaborbolya virágzó hajtása és levélmódosulásai (a – el nem ágazó levéltövis; b – elágazó levéltövis)

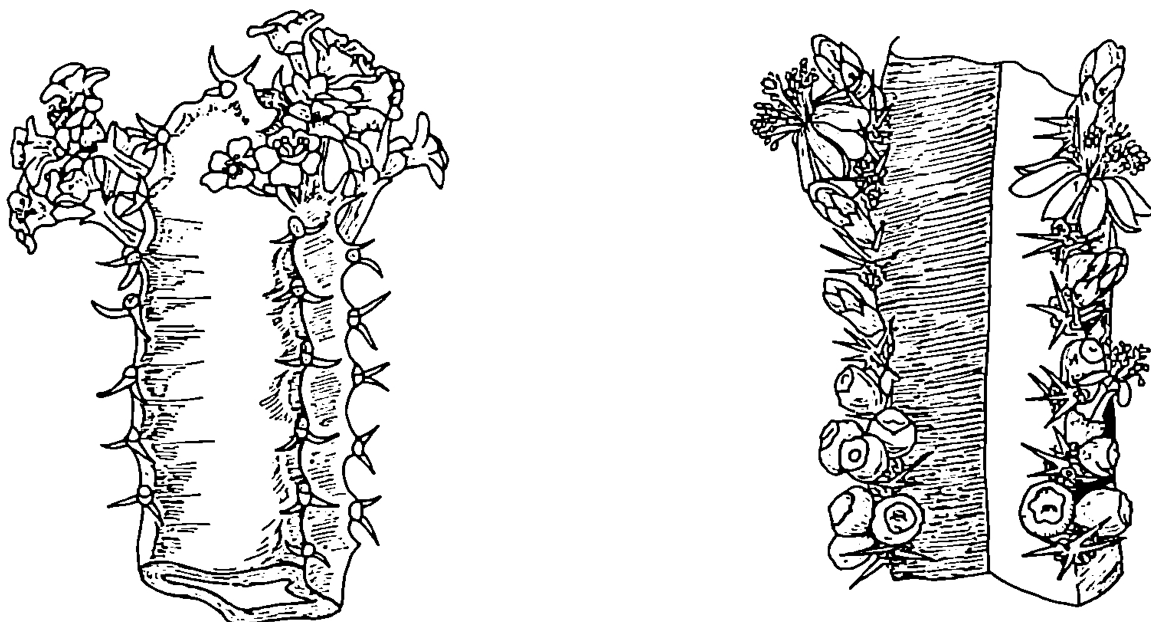


219. ábra. Taeophyllum sp. – asszimiláló gyökerű (a), fán lakó orchidea

veleinek mélyen fekvő, központi szövettája a víztároló. Ezeket a növényeket húsos, vastag leveleik miatt *pozsgás növényeknek* (*Succulenseknek*) nevezik. A zárvatermő növények körében igen elterjedt ez a testalakulási forma, a gyakran származásilag idegen családokban is. Így pl. a varjúhájfélék, a fészkesvirágzatúak, a kutyatejfélék, a liliomfélék hasonló száraz területeken élő egyes fajai egymáshoz hasonló testalakulásúak.

A sivatagok növényeinek a gyökérzete is berendezkedhet víztárolásra. Ez különösen egyes ernyősvirágzatúakon vagy tökféléken figyelhető meg. Ennél gyakoribbak a levélszukkulenták, mint a varjúháj- vagy kövirózsafélék. A leggyakoribbak a szárszukkulensek, s legismertebbek közülük a kaktuszok és egyes kutyatejfélék (*Euphorbiák*). A kaktuszok az Újvilág (Amerika) jellegzetes sivatagi növényei; Afrikában csak behurcolva fordulnak elő egyes szigeteken. Hatalmas, néha 20 méter magas, oszlopos formáik alakulhatnak ki, kevés elágazással vagy anélkül. Nedvtartalmuk több liternyi lehet. Az óvilágban, főleg Ázsia és Afrika egyes sivatagi vidékein élnek a gyertyatartó alakú Euphorbiák, amelyek a kaktuszokkal megtévesztésig azonos testfelépítésűek. Virágaik azonban megtartják a sajátságos rendszertani jellemvonásokat, tehát élesen elütnek a kaktuszok virágaitól. Ez a külső alakban jelentkező azonosság az ún. *konvergercia* jelensége, ami egymástól távolálló családokba tartozó növényfajokon – a megegyező életmód hatására – hasonló testalakulást eredményez (220. ábra).

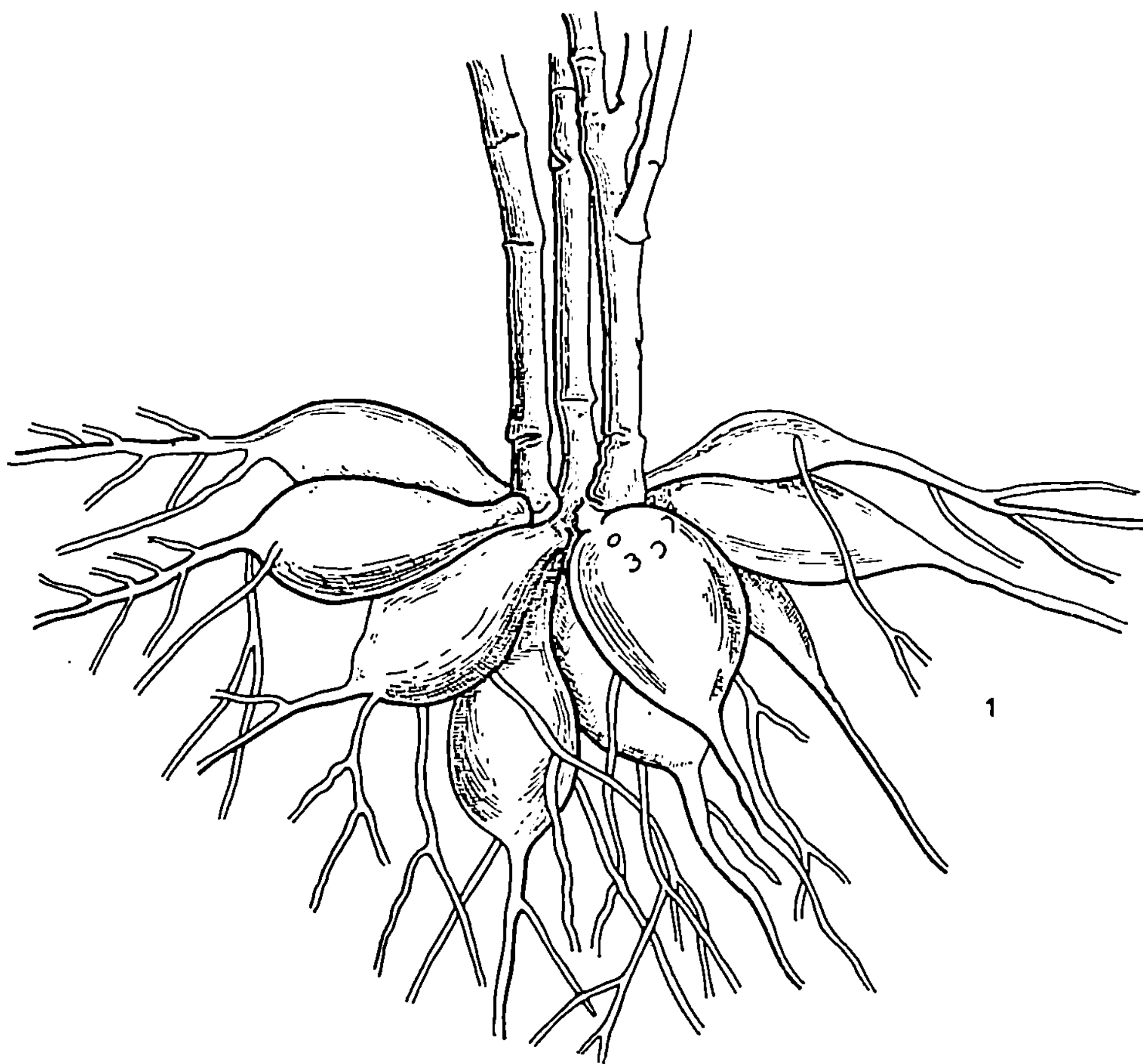
A kaktuszforma az idők folyamán és a klíma szélsőségessé válása folytán, fokozatosan alakult ki. A származásilag ősibb kaktuszoknak (*Peireskia* nemzetség) még levelük van. A később kialakult *Opuntiák* levele már tövissé módosul. A későbbiekben a fejlődés során a szár víztároló szerepe egyre fokozottabb lesz, erőteljesen megduzzad, és gyakran henger- vagy gömbszerűvé fejlődik. Ezzel a testalkattal a párologtató felület a legkisebbre csökken (220. ábra). A kaktuszok hatalmas víztároló szövetének egyes sejtjeiben rendszerint nyálka anyagok halmozódnak fel, amelyek a száraz periódusban teljesen beszáradhatnak. A csapadékos időszakban a nyálkaanyagok igen nagy mennyiségű vizet képesek felvenni, és híganfolyóssá válnak. A nyálkaanyagok segítségével képes a növény egyszerre, nagy tömegben felhalmozott vizet fokozatosan, apránként felhasználni.



220. ábra. Trópusi szárazságtűrő (szukkulens) kutyatejféle (*Euphorbia*) és kaktuszfaj hasonló száralkata

Leszámítva a trópusi esőerdők állandóan meleg és párás klímáját, a Föld legnagyobb részén változó időjárás uralkodik, sőt bizonyos szabályos periodikus változások figyelhetők meg. Csapadékos és száraz évszakok váltakoznak; ez utóbbiak meleg vagy hideg hőmérséklet kíséretében jelentkeznek. Ez a szabályosan váltakozó időjárás hatással van a növények testfelépítésére is. A kedvező periódusokban a növények általában intenzíven növekednek és fejlődnek; virágzanak, magvat, termést érlelnek, míg a kedvezőtlen időszakban elpusztulnak, vagy különleges védelmi berendezéseket hoznak létre életük további fenntartására (*Tropophyton* növények).

Nemcsak a sivatagok, szavannák és sztyeppek növényzetét fenyegeti a kiszáradás a száraz időszakokban. A mérsékelt övön pl. a téli fagyperiódusban a kifagyás veszélye mellett a vízhiány is fenyegeti a növényt. A fagyott talaj ugyanis a növény vízfelvételét megakadályozza. Csak extrém szárazságtűrők (*Xerophyták*) képesek a fagyperiódust lom-



221. ábra. 1. a dália ismert dísznövény gyökérgumója



221. ábra. 2. az őszi kikerics hajtáseredetű tavaszi termőhajtása és hagymagumója

bosan átvészelni. A mérsékelt övön a legtöbb növény a téli hónapokban leveti lombját, vagy az összes föld feletti hajtása elpusztul. Ez a védekezés azonban még nem lenne elegendő, mert a merisztematikus szövetek és szervek, amelyek az elvesztett szervek majdani pótlására alakultak, szintén elszáradnának, ha nem lennének különösen védve. Ez a védelem különbözőképpen alakulhat ki. Például a fák nyár folyamán kifejlődő hajtáskezdeményeit (rügyeit) rügypikkelyek védik. A rügypikkelyek *xeromorf* tulajdonságúak, bőrneműek, gyakran szőrök fedik őket, s gyantás vagy gumiszerű anyagot, esetleg nyálkabevonatot választanak ki a hideg ellen.

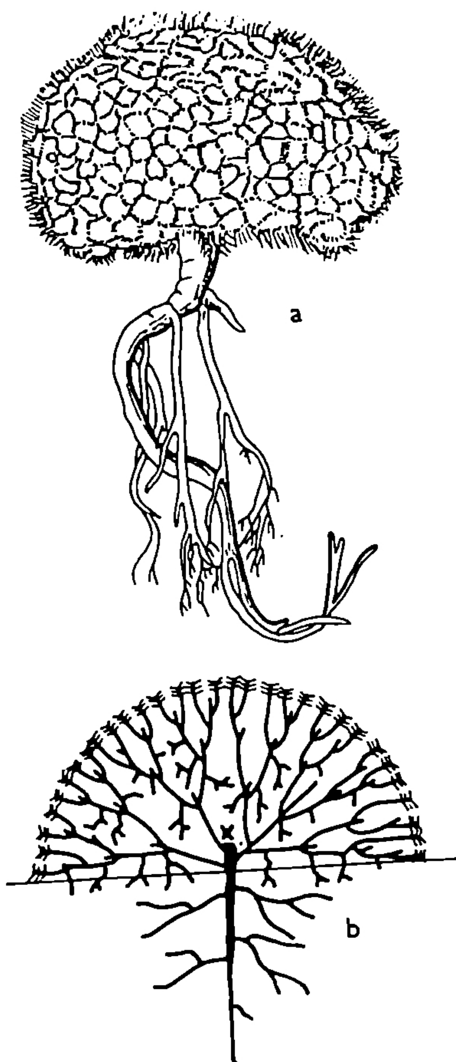
Közismert a bokrétafa vagy lógesztenye *(Aesculus hyppocastanum)*, a rezgő nyárfa *(Populus tremula)*, és a kanadai nyárfa *(Populus canadensis)* ragadós rügye. A tropofiton fák és cserjék között vannak olyanok, amelyek a kedvezőtlen időszakban nem hullatják le lombjukat, mégis minden veszély nélkül áttelelnek, mert leveleik keskeny lemezű tűlevelekké alakulnak a fokozott mértékű párologtatás csökkentésére. Ilyen a legtöbb fenyőféle levele.

Egyes, különösen szélsőséges, változó nedvességű vidékeken, magas hegyekben és hidegebb tájakon igen alacsony cserjék és félcserjék élnek, pl. *Rhododendron*ok és áfonyák. Ezeknek a növényeknek a hajtásai közvetlenül a talaj felett terülnek szét, s kúszó formáik jönnek létre. Áttelelő rügyeiket a téli időszakban hó borítja, és védi a kiszáradás ellen.

A két vagy több évig élő, lágyszárú növények sok fajának föld feletti része a téli hideg beálltával elpusztul, s csak a talaj felszínén fekvő *indáik*, vagy a talaj belsejében fejlődő raktározó gyökereik (221. ábra, 1.), vagy *gyökértörzseik* telelnek át, rügyekkel borítva. Az áttelelésnek egyéb formái – földbeli hajtások, amelyek az áttelelés mellett raktározott anyagokat is felhalmoznak –

alakulhatnak ki, amilyenek a *hagymák*, *gumók*, és *hagymagumók*. Raktározott anyagaikat, amelyek főleg keményítőből és fehérjékből állnak, a tavaszi lombfakadáskor, rügyeik bontakozása előtt lebontják és felhasználják. Ezek a raktározott anyagok alkotják az energetikai alapjait az új föld feletti hajtások kifejlődésének. A 221. ábrán (2) láthatunk ilyen áttelelő, módosult földbeli hajtást. Az ábra az őszi kikerics hagymagumóját mutatja be, amelynek központi fekvésű, rövid szárát húsos raktározó levelek fedik. Ebből a rövid szárból nőnek ki a következő évben a levelek és virágok.

A burgonya hajtásrendszere részben a föld felett, részben a földben fejlődik ki. A föld feletti hajtás alsó ágai a talajba hatolnak és tarackokká fejlődnek. Ezek a tarackok és további ágaik hozzák létre a tápanyagokat raktározó gumókat úgy, hogy csúcsrügyeikben a raktározott tápanyagok felhalmozódnak. A burgonyagumón, amely tehát megvastagodott tengelyű rügynek tekinthető, másodrendű rügyek, ún. *szemek* keletkeznek. Ősszel a föld feletti hajtásrendszer elpusztul, a földbeli azonban áttelel, és tavasszal a gumók szemeiből új föld feletti hajtásrendszer alakul ki.



222. ábra. Az ernyősök családjába tartozó *Azorella selago* párnás testfelépítése (a – habituskép; b – hosszmetszet, vázlatosan)

Az áttelelés másik formáját láthatjuk a karalábén. A növény magjából első évben rövid szártagú és gumósan megvastagodott tengelyű hajtás fejlődik, amely közvetlenül a föld felszínén helyezkedik el. Ez a főtengely táplálékot halmoz fel magában, és a gumós szár csúcsán levő tenyészőkúpot nagyszámú, igen fiatal levél takarja be, és védi a téli hideg ellen. Erről a gumóról télen az idősebb levelek lehullanak, és vastag viaszos bevonattal ellátott bőrszövet borítja. A karalábé tehát a kedvezőtlen hideg időszakot földfelszíni, megvastagodott hajtásával vészeli át. A következő tavasszal hosszú szártagú hajtás fejlődik belőle virággal és terméssel. Magérlelés után az egész növény elpusztul.

Igen sok növény rizómája segítségével telel át, amely ugyancsak nagy mennyiségű tartaléktáplálékot raktároz. A közismert nősziromnak *(Iris germanica)* és a Salamon pecsétjének *(Polygonatum officinale)* a rizómája vízszintes irányban növekszik a talajban, és föld feletti hajtása mindig a rizóma csúcsrügyéből alakul ki. A rizómát egy vagy több oldalrügy gyarapítja. A májusi gyöngyvirág *(Convallaria majalis)* és az erdei madársóska *(Oxalis acetosella)* azonban csak olyan rizómát fejleszt, amelyet a csúcsrügy gyarapít. E növények föld feletti hajtása a rizóma oldalrügyeiből fejlődik. A gyermekláncfű *(Taraxacum officinale)* és sok ernyős virágzatú növény függőleges helyzetű rizómát hoz létre. Más növények földbeli áttelelő hajtása átmenetet képvisel a gumó és a hagyma, ill. rizóma között. Ilyen pl. az őszi kikerics hagymagumója, (l. 221. ábra, 2), a kontyvirág gumós rizómája, vagy a sáfrány hagymagumós rizómája.

A hajtás élettartama szerint és a rügyek fekvé-

se, illetőleg védelme alapján a száras növényeket *Raunkiaer* ötféle életforma-típusba osztotta. Az egyes típusok százalékos aránya egy-egy vidék vegetációjában a klímával és a termőhellyel együtt változik.

1. A *Phanerophytá* (fásszárúak) rügyei magasan a talaj fölött fejlődnek ki. Idetartoznak az összes fák, az örökzöldek és lombhullatók egyaránt, úgyszintén a cserjék, továbbá a felkúszó liánok és a fánlakó (epifita) növények.

2. A *Chamaephytá* (törpecserjék). Rügyeiket a talaj közelében, attól 20–30 cm-nyire fejlesztik. Ide sorolható az északi tundra és az Alpok számos kúszó cserjéje, mint az óceanikus rétek *Erica*-féléi, és a különleges testfelépítésű párnás növények (222. ábra).

3. A *Hemikryptophytá* (évelők) rügyei szorosan a talaj felszínén telelnek át. Számos tőrózsás évelő növény tartozik ide, pl. a gyermekláncfű, az útifű, a répa, vagy egyes tőrózsát nem fejlesztő növények. Az utóbbiaknak a tél hidege előtt elpusztuló száruk tövében fekszenek az áttelelő rügyek (pl. a csaláné). Ide sorolhatjuk még az indás növényeket is, a szamócát, a kúszó boglárkát stb.

4. A *Krytophytá* rügyei a föld felszíne alatt találnak védelmet. Ide tartoznak az előbbiekben már említett rizómás, hagymás és gumós növények.

5. A *Therophytá* (egyéves növények) a téli hideg, vagy már a nyári szárazság beálltával elpusztulnak, de magjaik igen ellenállók a bennük levő embrió védelmére. Közéjük sorolható a legtöbb nyári gabonanövényünk, és a gyomok többsége.

A FÉNYVISZONYOK ÉS A TESTALAKULÁS ÖSSZEFÜGGÉSEI

A fényért és a térért folytatott küzdelemben két jellegzetes növénytípus alakult ki, amelyek különösképpen a trópusi esőerdőket jellemzik. Ezek a kapaszkodó növények (liánok) és a fánlakók (epifitonok).

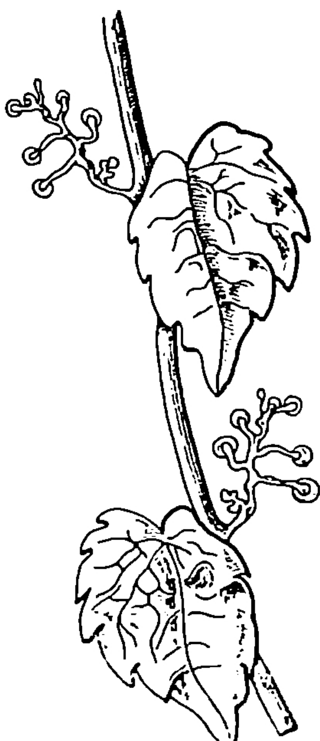
A *liánok* vékony szárukkal felkapaszkodnak más növényekre vagy sziklákra és falakra. Kifejlődik lombozatuk anélkül, hogy erőteljes szárat hoznának létre. A rögzítést különleges, sarlós kapaszkodó szőrök biztosítják; ezt látjuk pl. a komlón. A futórózsák szárát tüskék rögzítik a támasztékhoz. A borostyánnak és más növényeknek kapaszkodó gyökere fejlődik kúszó szárukból, ami a falhoz vagy más támasztékhoz rögzíti őket.

Különösen nagyfokú kontakt ingerlékenységgel tűnnek ki azok a növények, amelyek kacsokat fejlesztenek. A szár vagy a levél – esetleg ennek csak egy része – alakul át vékony, hajlékony, többnyire el nem ágazó kapaszkodó szervvé. A kacs csúcsa gyakran körkörös kereső mozgást végez, ezalatt egész terjedelme hengerpalástot ír le. Normál hőmérsékleten egyetlen körözö mozgás 40 perctől több óráig tarthat. A körözö mozgás a kacs egyes oldalainak egyenetlen növekedéséből adódik. A kapaszkodó növények gyenge hajtásaikkal többé-kevésbé függőleges támasztékokon is könnyen felkúszhatnak azáltal, hogy csavarmenethez hasonlóan körülfogják azokat. Egyes növények kizárólag balra, mások kizárólag jobbra tekergőznek, és vannak vegyes irányba tekeredők is.

A szőlőnek a hajtástengelye módosul elágazó kaccsá, amely a szimpodiális (áltengelyi) szerveződés folytán oldalra nyomódik. A tökfélék számos fajának a levelei részben vagy egészben átalakulhatnak kacsokká. Levélkacsok a pillangós virágú növények között is előfordulhatnak. Az összetett levelekből csupán egy-egy levélke is átalakulhat kapaszkodásra (pl. a borsón). A lednek *(Lathyrus aphaca)* egész levéllemeze kaccsá alakul át, és a széndioxid-asszimilációs működést a két terjedelmes pálha veszi át (lásd 223. ábra).



223. ábra. Levélkacs-típusok: a – borsó; b – tavaszi lednek



224. ábra. A vadszőlő hajtásrészlete, tapadókorongokkal

A vadszőlő elágazó kacsokat fejleszt, amelynek a végén szívókorongok alakulnak (224. ábra), s ezekkel tapad a sima falterületekre. Vannak azonban olyan kapaszkodó növények is, amelyek semmiféle kapaszkodó szervet nem fejlesztenek. Ezeken kapaszkodásra az oldalhajtások ingerlékeny (érzékeny) hosszú szártagjai és a levélnyelek szolgálnak, sőt egyes esetekben a levélkék lemezei is (pl. *Fumaria* sp.); egyes trópusi liánok léggyökerekkel is kapaszkodhatnak.

Minden liánszárra jellemzők a szokatlanul tág üregű szállító elemek: vízszállító edények, rostacsövek. A trópusi kapaszkodó liánokon gyakoriak a másodlagos növekedés rendellenességei. Ennek következtében fonalas, barázdált vagy tagolt fatestük alakul, amely hajlékonnyá és torzióképessé teszi a fonálhoz vagy kábelhez hasonló, hosszú és tekeredő szárakat.

Egyes trópusi liánokban kettő vagy több központi henger alakul (pl. *Sapindaceae*). Ezek úgy jönnek létre, hogy a szállítónyalábok a fiatal szárakban nem szabályos körben helyezkednek el, hanem szabálytalan gyűrűt alkotnak, több-kevesebb kitüremkedéssel. Az utóbbiakat a bélszöveten át osztódó szövet *(kambium)* köti össze, úgyhogy több kambium, illetve fatest alakul ki egymástól háncsrésszel elválasztva a szárban.

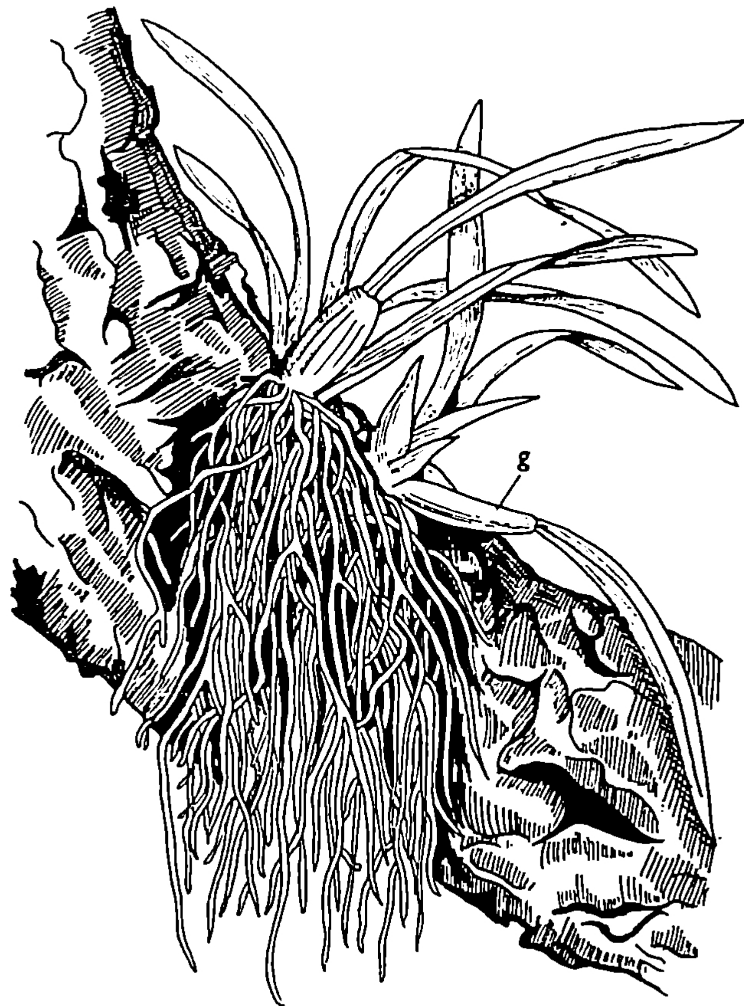
A kapaszkodó növényekkel ellentétben, amelyek kétségtelenül a talajban gyökereznek, az ún. epifiták a fák törzsére vagy ágai közé telepednek, hogy kedvező fényviszonyok közé kerüljenek. Mindemellett a legtöbb epifita nem élősködő, hacsak nem tekinthetők „térparazitáknak", miután egyes esetekben dús kifejlődésükkel elnyomják az őket tartó növényt.

Epifita életmódra természetszerűleg csak olyan növények képesek, amelyeknek magjai vagy spórái könnyen eljutnak a fák ágaira, kérgére, a szél vagy az állatok közvetítésével, és ott megkapaszkodnak. E tekintetben égövünkön szinte kizárólag kéreglakó zuzmók, moszatok és mohák jönnek számításba. Ezek elviselik az átmeneti kiszáradást is. A magasabb szervezettségű hajtásos növények számára az epifita életmód fokozottabb mértékben szükségessé teszi az életfontosságú víz és a tápsók zavartalan felvételét. Ezért található a

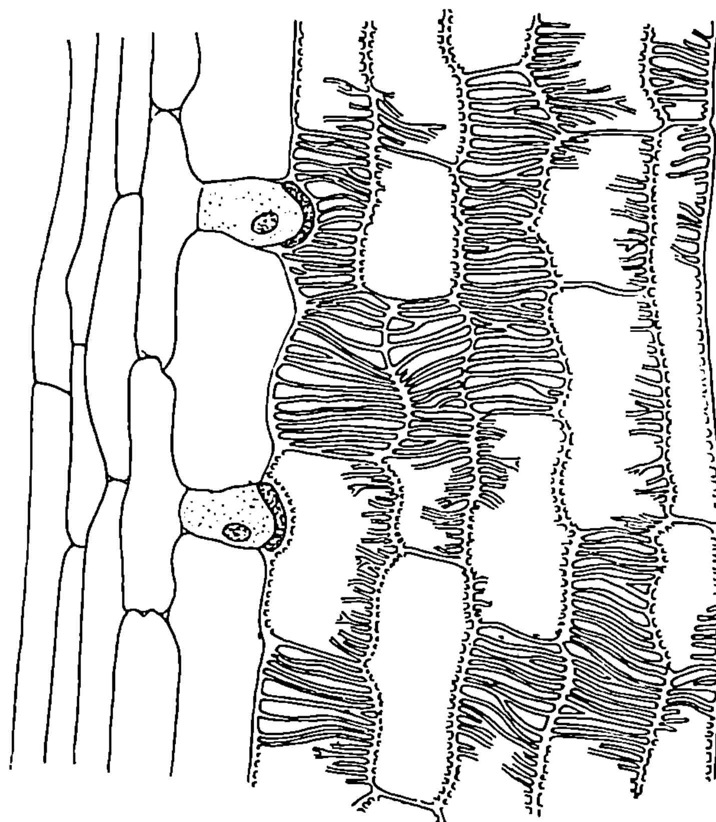
legtöbb fán lakó növény a trópusi esőerdőkben és párás környezetben (225. ábra). Rögzítésükre fénykerülő tapadó gyökerek szolgálnak, amelyek olykor karok módjára fogják körül az ágakat.

Az ún. *hemi-epifiták,* pl. különböző *Ficus* fajok, ezenkívül szabadon, a levegőben számos lecsüngő, el nem ágazó tápgyökeret is fejlesztenek, amelyek elérve a földet, benne rendes gyökerek módjára működnek. Ezek a tápgyökerek sokszor kar vastagságúak, és a több méteres, vízszintes helyzetű ágakból erednek. Egyetlen hatalmas növény – vastag tápgyökereivel – egész kis erdő látszatát keltheti.

A vízellátás még a párás környezetben is nehézségbe ütközik. Ezért az epifiták általában *xeromorph* testalkatúak: legtöbbjüknek víztároló hajtásgumói fejlődnek, amelyek esőzések alkalmával megtelnek vízzel. – A fán lakó *bromeliák* tölcséres leveleik tövében vízfelszívó szőrök vagy víztároló ciszternák képződnek a lehullott csapadék gyors bekebelezésére. Egyes trópusi orchideák és kontyvirágfélék gyökerei szabadon csüngnek a párás levegőben, és felületüket különleges vízmegkötő szövet borítja, az ún. *velamen radicum* (226. ábra). Más fajok fölfelé álló, sűrűn elágazó léggyökereket fejlesztenek, amelyeknek elágazásai között a humusz megreked. Különleges kialakulású a páfrányokhoz tartozó *Platicerium* fajok humusz levele, amely a fák kérgére borul. Ez a levél barna



225. ábra. Víztároló hajtásgumójú (g), fán lakó orchidea *(Coelogyne* sp.)



226. ábra. Velamen radicum (gyökérburok) hosszmetszete a *Clivia nobilis* (amarilliszféle dísznövény) léggyökerének felületéről, elfásodó sejtfallécekkel

színű és bőrnemű. Asszimilációt nem végez, hanem arra szolgál, hogy alatta a humusz és a nedvesség összegyűljön. Sajátságos és bonyolult az *Asclepiadaceae* közé tartozó *Dischidia rafflesiana* testfelépítése. A növény levele a kerületi növekedés gátoltsága folytán tömlővé alakul, amelybe belenő az ugyanarról a szárcsomóról kiinduló járulékos gyökér. A tömlő belsejében törmelék és porszemek gyűlnek össze, párás légkör alakul, amiből a növény táplálkozik.

A TÁPLÁLKOZÁS HATÁSA A TESTALAKULÁSRA

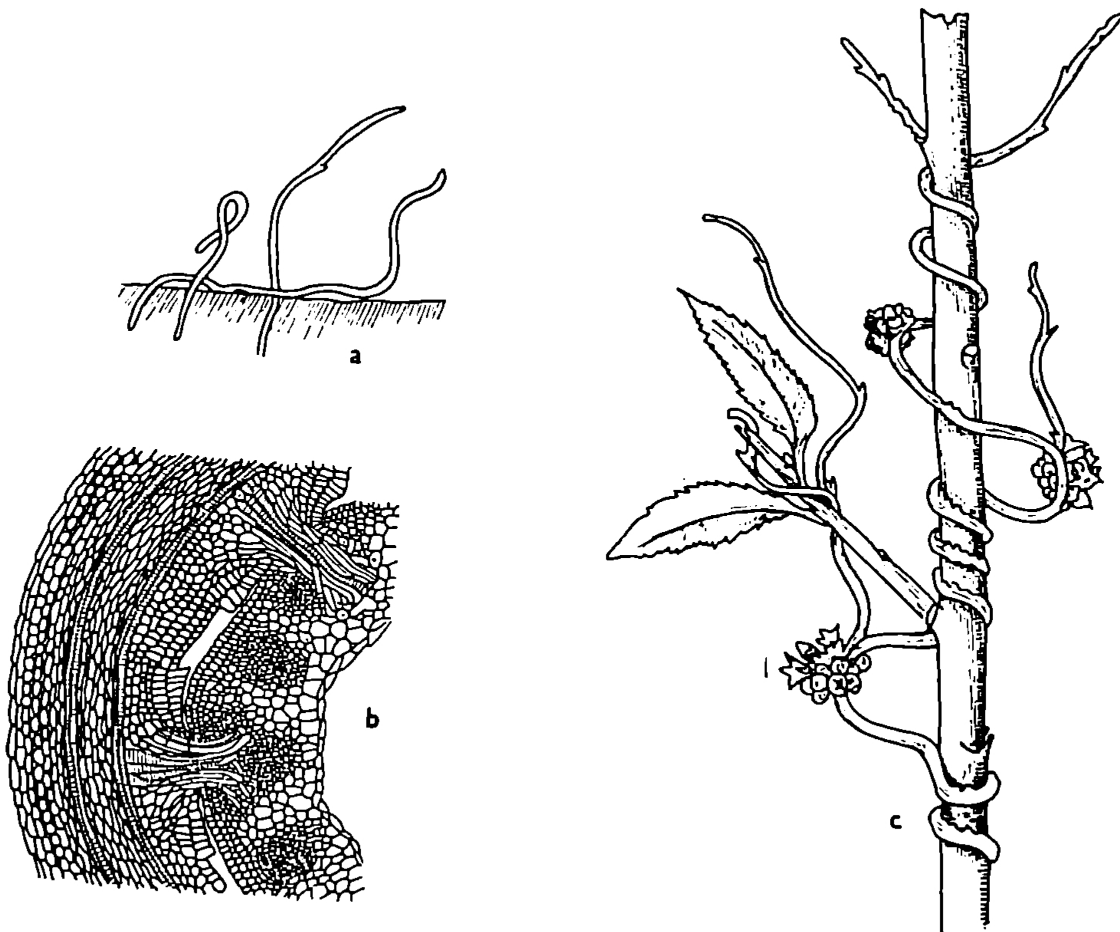
A növényvilágban az alacsonyabbrendű és a differenciáltabb növények közt egyaránt találni olyanokat, amelyek nem képesek táplálékuk önálló előállítására. Ez az életmód a testalakulásban is kifejezésre jut. – A gombáknak nincs levélzöld festékanyaguk (klorofilljuk), ami máris felhívja a figyelmet önállótlan, heterotróf táplálkozásukra. A száras növények között is találhatók olyanok, amelyek testfelépítő szerves anyagaikat nem tudják maguk előállítani, és ezért részben vagy egészben más növényekből szerzik táplálékukat. Ezeket *élősködő vagy parazita növényeknek* nevezzük. Amíg a félparaziták vagy félélősködők első tekintetre egyáltalán nem, vagy alig különböznek az önálló táplálkozású (autotróf) rokonaiktól, addig a klorofill nélküli obligát vagy teljes élősködőknek (holoparaziták) sajátságos, zöld rokonaiktól merőben különböző testfelépítésük van.

A klorofill csökkenésével egyidejűleg a paraziták levelei feleslegessé válnak, és alig észrevehető, sárgás színű pikkelyekké redukálódnak, vagy teljesen hiányzanak. Még a

hajtástengely is többé-kevésbé leegyszerűsödik, és egyáltalán nem, vagy csak gyengén zöldre színeződik. Miután a levelek csökevényesedése folytán a párolgás korlátozódik, s mivel ezen kívül a legtöbb növényi parazita szállító-rendszere a gazdanövényéhez kapcsolódik, szükségtelenné válik és eltűnik, illetőleg visszafejlődik gyökérzetük. A szállítószövet vízszállító elemei igen gyengén fejlettek. A fatest képződése csak egész csekély mértékű. Az asszimiláló berendezések megszűnése azonban újabb alakulásviszonyok létrejöttéhez vezet. Például különleges szívószervek alakulnak ki (hausztóriumok), amelyek lehetővé teszik a parazita számára, hogy a megtámadott szervezet testébe, annak szállítópályájába hatoljon, és abból táplálkozzék.

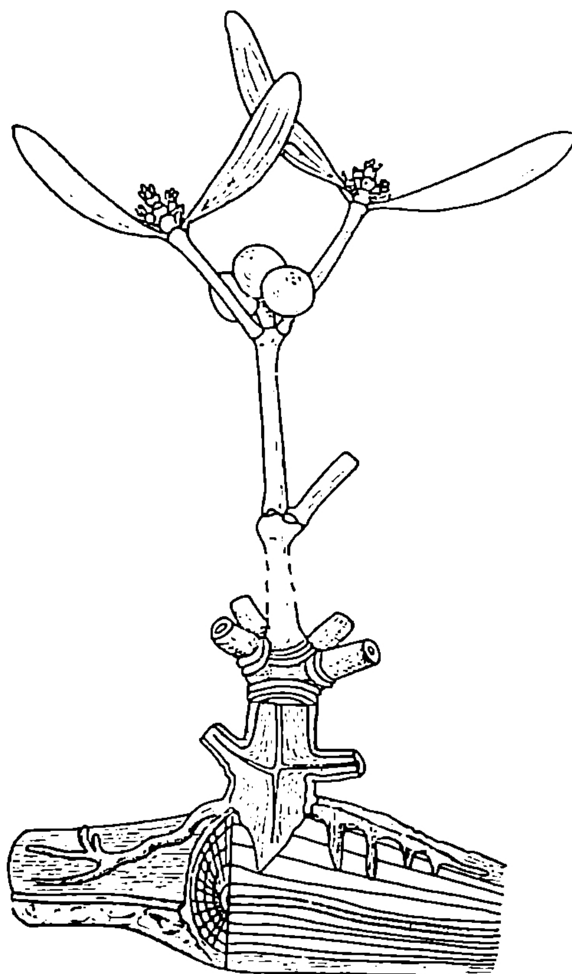
Egyes élősködők, mint pl. a trópusi *Raffleziák* olyan messzemenően alkalmazkodtak a parazita életmódhoz, hogy vegetatív szerveik külsőleg már egyáltalán nem láthatók. Ezek a növények már nem tagolódnak gyökérre, szárra és levelekre, mint a száras növények általában, hanem a gombafonalakhoz hasonlóan teljesen a gazdanövény belsejébe hatolnak, és ott fejlődnek. Belőlük csak a hatalmas virágok láthatók a föld felett. Így tör elő pl. a legnagyobb virágú növény: a *Rafflesia arnoldii* egyes Szumátrában élő szőlőfélék *(Cissus)* gyökeréből. A növény virága egy m átmérőjű is lehet. Jellegzetessége, hogy átható dögszagot áraszt, amely a virág kelyhébe csalogat számos rovart. A környezetnél 5–10 C°-kal magasabb a hőmérséklete, ami a virág sejtjeinek igen erőteljes légzéséből adódik.

Hazai élősködő az aranka *(Cuscuta europea;* 227. ábra). A növény szárának fakósárga



227. ábra. Az élősködő aranka *(Cuscuta europea)* fejlődési fázisai: a – csíranövények; b – a gazdanövénybe hatoló szívószervek; c – a gazdanövényre tekeredő virágzó hajtásrészlet

színe és gyér klorofilltartalma némileg emlékeztet még a vele rokonságban élő, normális széndioxid-asszimilációjú növényekre. A csökevényes gyökér hamar elpusztul. A csíranövény száracskája azonban azonnal megnyúlik, hosszú vékony fonállá. Szabad vége rögtön elkezd körben mozogni, és ilyen módon rendszerint talál egy gazdanövényt a közelében, amelyre gyorsan rátekeredik. Ezután a csökevényes gyökere rövidesen teljesen elszárad. Ha az aranka a kicsírázás helyén nem talál gazdanövényre, akkor a csíranövény tovább kúszik a földön. Ezalatt a hátsó vége elpusztul, mert az innen szerzett tápanyagból növekszik a csúcsi része. Ha azonban megfelelő gazdanövényre talál, pl. egy fűzfára, csalánszárra, vagy termesztett növényre, akkor a kapaszkodó növényekhez hasonlóan körülfonja azt és feltekeredik rá. A gazdanövénnyel érintkező oldalán dudorokhoz hasonló kiemelkedései fejlődnek, amelyek behatolnak a gazdanövény szöveteibe – egészen a szállítópályáig, amely farészében a talajból felvett vizet és szervetlen sókat, háncsrészében a kész szerves tápanyagot szállítja. A parazitának rövidesen kialakulnak a szívószervei, az ún. hausztóriumok, amelyeknek segítségével a gazdanövény kész tápanyagait elszívja. Ezek a szívószervek a sejteket összetapasztó középlemez felszívásával, és a sejtfalak áttörésével egyre mélyebbre hatolnak a gazdanövényben. Amint a gazdanövény szállítóelemeit elérik, a hausztóriumban is kialakulnak szállítóelemek, és így a gazdanövénnyel összefüggő szállítópálya jön létre. Ezen keresztül a parazita növény elszívja a gazdanövény szállító vizét és szerves, sőt szervetlen tápanyagait. A növénynek levelei nem fejlődnek, csupán apró jelentéktelen pikkelyek. A parazitaszáron virágok azonban kialakulnak, sőt a növény termést és magvakat is hoz. Az arankát miután a gazdanövénynek a szárát támadja meg – *szárélősködő*nek nevezzük.



228. ábra. A félélősködő fehér fagyöngy terméses hajtásrészlete, a gazdanövény ágán

A nálunk szintén tenyésző szádorgó *(Orobanche)* magjai kizárólag akkor kezdenek csírázni, ha a gazdanövény gyökerei megérintik. Csak a sápadt-vörös vagy halványsárga fürtvirágzat bújik a föld fölé, amelyen a virágok tövében ugyancsak színes murvalevelek fejlődnek. Ezek a virágzatok a földben élő gyökérgumóból törnek elő. Ez a gyökérgumó a talajban szoros kapcsolatban áll – szívó hausztóriuma révén – a gazdanövény gyökerével. Ezért a szádorgót *gyökérélősködő*nek tekinthetjük. Mindkettőnek leggyakrabban a lóhere a gazdanövénye. Az aranka és a szádorgó egyaránt veszélyes kártevői a mezőgazdaságnak.

Az orchidea fajokhoz hasonló virágalakulása van az erdők humuszában élő madárfészeknek *(Neottia)*. A visszafejlődött levélzet és a teljes klorofillhiány amellett szól, hogy ez a növény is heterotróf: részben korhadéklakó *(szaprofita,)* részben más növényektől szerzi be kész tápanyagszükségletét. Gombaszövedékkel él együtt.

Ismert hazai félélősködő a fán lakó fa-

gyöngy *(Viscum album;* 228. ábra). Különösen télen vehető jól észre a lombját vesztett gazdanövényen: hársfán, nyárfán, almán, körtén. Levele örökzöld, kemény, bőrnemű. Főtengelye és az oldalából kiágazó zöld színű ún. *kéreggyökerei,* amelyek a gazdanövény kérgén áthatolnak, ék alakú kinövéseket fejleszte nek, amelyek behatolnak a gazdanövény testébe, egészen a szállítószövetig, és onnan a vizet és a tápsókat elszívják. Miután a fagyöngy klorofilltartalmú és asszimilál, – szerves anyagait maga állítja elő. A gazdanövénytől tehát csak a vizet és a szervetlen anyagokat veszi el és használja fel. Ezért is nevezzük félparazitának.

Egyéb félparaziták a gazdanövény gyökerein is élhetnek, hausztóriumokat mélyesztve beléjük. Ilyen pl. a csormolya *(Melampyrum),* amelynek gazdanövénye többnyire a pázsitfüvek közül kerül ki. A talaj felszínén a parazitizmus egyáltalán nem vehető észre, csak ha kiemeljük a növény gyökérzetét, akkor láthatjuk meg, hogy a félparazita összenőtt a gazdanövénnyel.

A paraziták, illetve félparaziták csak bizonyos gazdanövényeket választanak ki. A kapcsolat a gazdanövénnyel anyagfelvétel és anyagcsere szempontjából nem egyszerű, miután az általánosan előforduló anyagcsere-termékeken kívül az élősködők éppen azokat az anyagokat igénylik, amelyek a gazdanövényben esetleg kivételesen találhatók. A félparaziták sejtjeiben az asszimiláció és más anyagcsere-folyamatok úgy mennek végbe, mint a nem parazitákban. A sejtek nem vesztik el aktív anyagcsere-tevékenységüket. Az sem jelent különbséget a folyamat lezajlásában, hogy a szükséges vizet vagy szervetlen sókat a növény saját gyökérzetén keresztül veszi fel, avagy más növényből juttatja asszimiláló szövetébe.

A sejt számára az is közömbös, hogy a cukor, amelyet eléget, benne szintetizálódik-e, vagy más helyről kerül oda. Az obligát parazitákban azonban az alapvető anyagcsere-folyamatok akadályozva vannak, vagy bizonyos enzimek, ill. enzimrendszerek hiányoznak belőlük. A megfelelő gazdanövény kiválasztásában alapvető *fiziológiai affinitás* játszik közre.

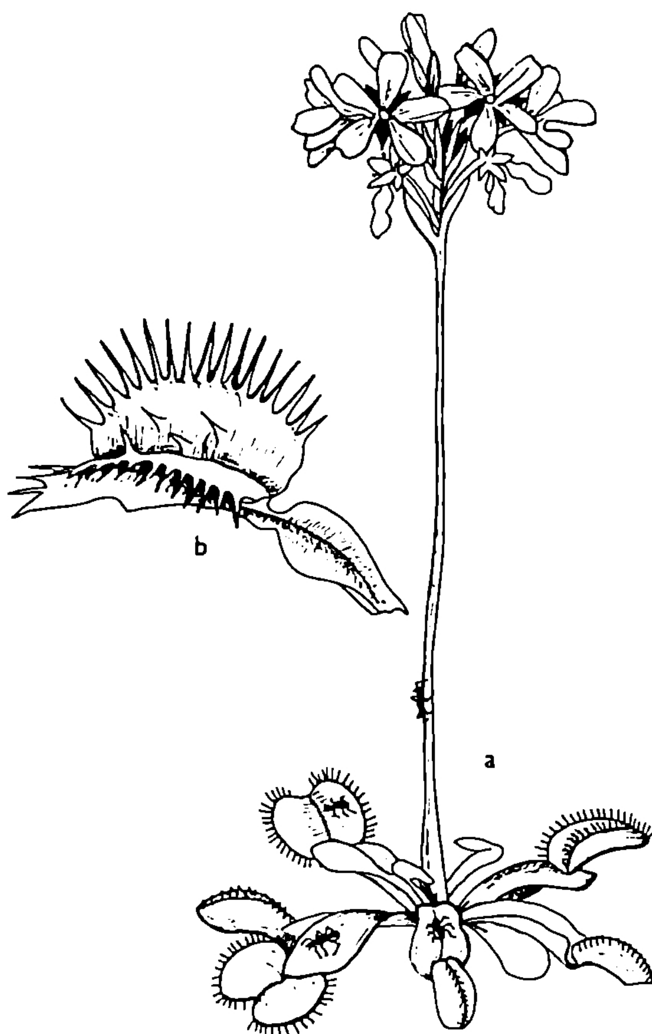
A „HÚSEVŐ" NÖVÉNYEK

Tápanyagban szegény, főleg nitrogénszegény talajon, lápokon és vulkáni hamuban különleges táplálkozású növények fordulnak elő. Zöld leveleikkel széndioxid-asszimilációra képesek, és teljesen autotróf módon, önállóan élhetnek, azonban nitrogén-igényüket nem tudják környezetükből kielégíteni. Olyan berendezésük van, amely alkalmas kisebb-nagyobb állatok, főleg rovarok megfogására és megemésztésére. Ezeket az állati fehérjéket tápanyagforrásként használják fel. Az állatok megfogására a legváltozatosabb berendezkedések alakulhatnak ki.

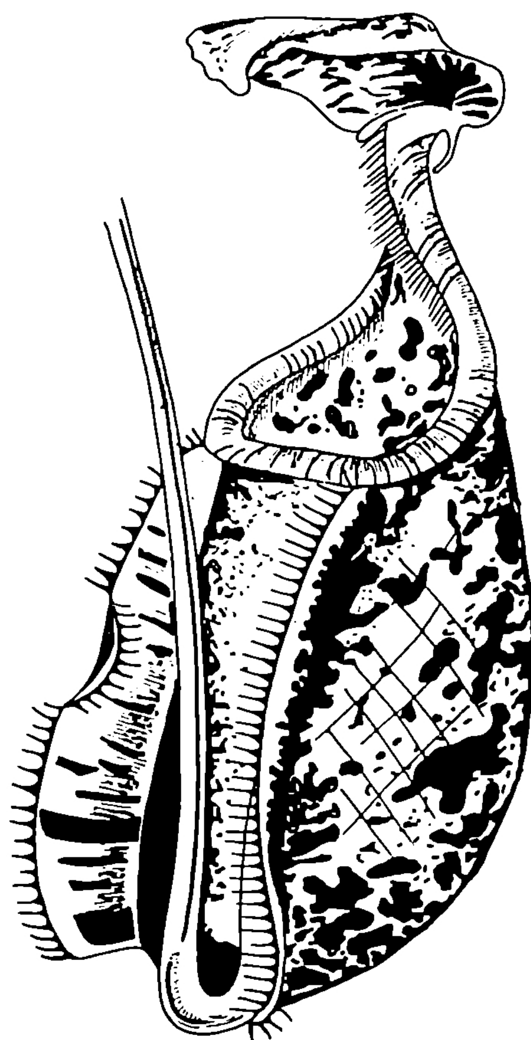
A harmatfű *(Drosera)* nálunk is képviselt rovarevő növénynemzetség. Rovarfogásra alkalmas levelei tőrózsában állnak. Felületüket sűrűn borítják csigák csápjaira emlékeztető érzőmirigyek *(tentákulumok),* amelyekben még szállítónyaláb is végighúzódik. Az érzőmirigyek fejecskéi mézgás-ragacsos, méz szagú váladékot termelnek, amely harmatcseppekhez hasonlóan felületükön összegyűlik. Ez a csillogó, édes nedv odacsalogatja a kis rovarokat, amelyek a mirigyeken fennakadnak. Szabadulási kísérletük közben még több tentákulummal kerülnek érintkezésbe, amelyek erősebben megragadják. Az inger hatására a tentákulumok a levél közepe felé hajlanak, miáltal a levél kissé öblössé válik és a rovart jól körülfogja. Az érzőmirigyek fehérjebontó enzimeket bocsátanak ki magukból,

amelyekkel hamarosan elbontják a rovart. Csak a kemény kitinváz marad vissza. A tentákulumok visszaegyenesedése után a rovar meg nem emésztett kitinváza lehullik.

Nálunk állóvízekben alámerülten él a közönséges rence (*Utricularia vulgaris*). Sallangos levelein apró hólyagokká vagy tömlőkké átalakult levélrészletek vannak. A levél felülete a kialakuló tömlő belsejét alkotja. A tömlők vízzel telnek meg, s nyílásukat kis fedél zárja el, amely rugalmasan nyílik, illetve csukódik. A fedél külső oldalát érzőszőrök borítják. Ha apró kis vízirovarok nekiütődnek a fedélből kiálló érzőszőröknek, akkor rugalmasan kinyílik a fedél, és egy vízárammal besodródik a kis rovar a tömlő belsejébe. Ez a folyamat részben kohéziós erők hatására megy végbe, amelyek a tömlő falát kifeszítik és szívóerőt gyakorolnak. Ha a kis rovar bejut a tömlő belsejébe, a fedél ismét kiindulási helyzetébe ugrik vissza: lezárja a csapdát, és megakadályozza a zsákmány kijutását. A tömlő belső oldalán levő szőrök emésztőnedvet bocsátanak ki magukból, és a vízben oldott megemészthető anyagokat felszívják. Ezáltal a hólyagok ismét feszessé válnak, és alkalma-



229. ábra. Dionaea muscipula (Vénusz légycsapója) délcarolinai rovarfogó növény (a) és kinagyított rovarfogó levele (b)



230. ábra.
A *Nepenthes* (kancsóka) trópusi növény rovarfogó levele

sak lesznek újabb rovarfogásra. Ez a fiziológiai folyamat kb. egynegyed óra alatt játszódik le.

Eredményesebbek ennél a trópusi húsevők csapdái. Meglepő a Carolina-szigetek nedves, homokos talaján élő Vénusz légycsapója (*Dionaea muscipula*). A levéllemezek két mélyen fogazott felét a színén emésztő szőrök borítják. A szőrök érintése után a két levélfél azonnal összecsapódik és a rászállt rovart fogva tartja. A 229. ábrán egy ilyen rovarfogó levelet látunk nyitott, rovarfogásra kész állapotban.

Különleges és egyben nagyméretű (6–30 cm hosszú) rovarfogó készülékei vannak a kancsókának (*Nepenthes*). Levelének alapja ellemezesedik, asszimilál, nyele kaccsá lesz. A levéllemez viszont kancsóvá alakult át, amelyet kis fedél borít (230. ábra). Sok faj kancsójának pereme színes, és ez csalogatja a rovarokat. A kancsó belső oldala viaszos. A perem szélére leszálló rovar könnyen becsúszik, a kancsó üregébe, s a fedél azonnal rácsapódik. A kancsó alján összegyűlő emésztőnedvek hamarosan elbontják a rovart, és a fehérjeanyagokat a növény beépíti szervezetébe.

A rovarfogó növények mozgása nem az érintés, hanem kifejezetten kémiai inger hatására jön létre. Ezt kísérletileg is igazolhatjuk. Ha egy rovarfogó harmatfű levelét megérintjük pálcával – a tentákulumok nem hajlanak össze. Csak fehérjeanyagok váltják ki a mozgást. A különböző fehérjék: húsdarabka vagy sajt érintésére összecsukódnak a tentákulumok, ha pl. egy db kockacukorral (szénhidrát) érintjük meg a felületet, nem tapasztalhatjuk a tentákulumok összehajlását. A jelenséget *kemonasztiá*nak, kémiai inger okozta mozgásnak tekinthetjük.

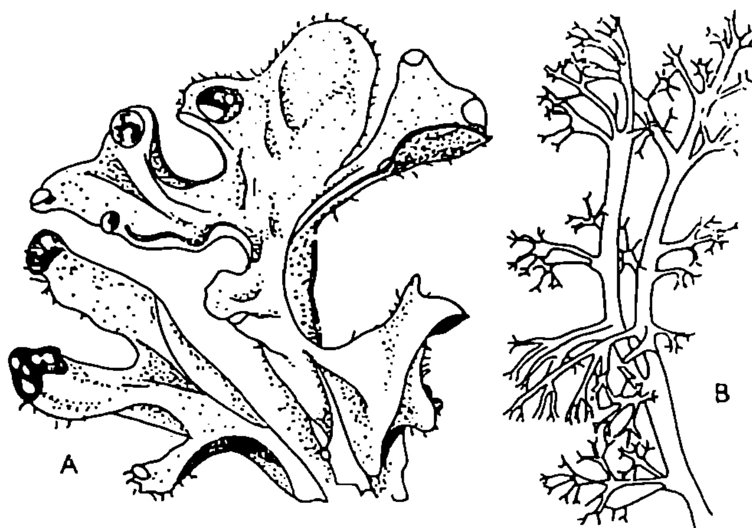
EGYÜTTÉLÉS VAGY SZIMBIÓZIS

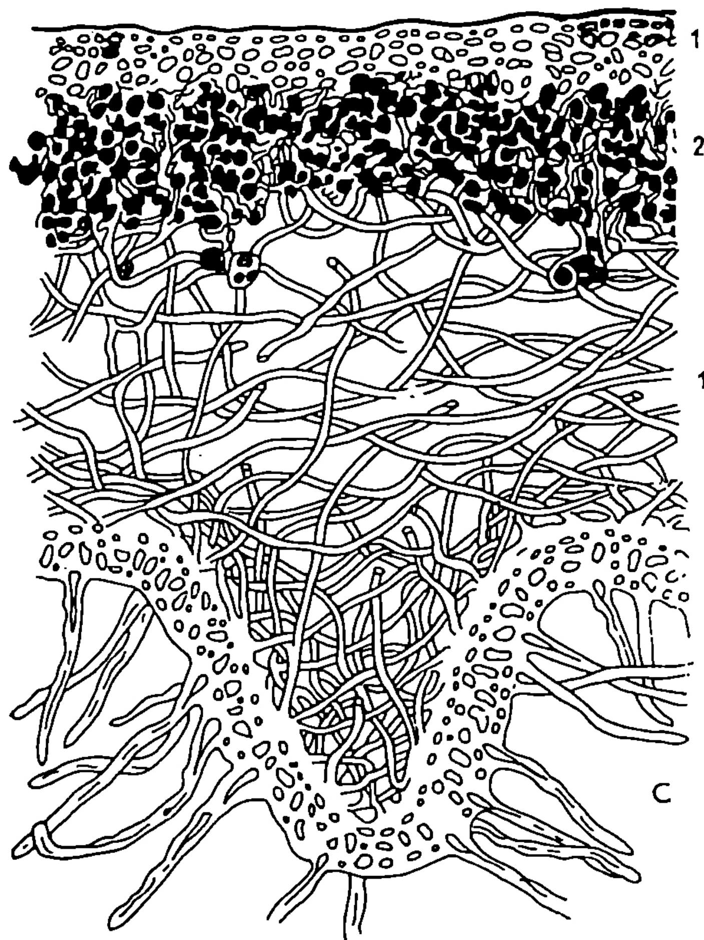
A táplálkozás és életmód hatására különleges együttélési formák is kialakulhatnak a növényvilágban. Egyes gombafajok, amelyek lehetnek tömlős vagy bazidiumos gombák egyaránt, együtt élhetnek bizonyos egysejtű zöldmoszatokkal, mégpedig úgy, hogy külsőleg teljesen egységesnek látszó növényt alkotnak. Ez a *zuzmótest*. Ha ebből vékony keresztmetszetet készítünk, és az egységesnek látszó telepet mikroszkópban megvizsgáljuk, megfigyelhetjük, hogy kétféle növény: moszat és gomba építi fel. A gomba a zúzmótest kérgét alkotja elsősorban, de a mélyebben fekvő rétegeket is kiegészíti. A moszat rendszerint a zúzmótest védett belső részében helyezkedik el. Az együtt élő kétféle növény a táplálkozás feladatait megosztja. A moszat – klorofilltartalmánál fogva széndioxid-asszimilációt végez, tehát szerves anyagokat állít elő. Ezeket a szerves anyagokat a gomba nem képes önállóan előállítani, hanem a moszattól nyeri. Viszont az erőteljesen elágazó gombafonalak eredményesen tudnak még a száraz területeken is vizet felvenni, és az asszimilációhoz a moszatnak eljuttatni.

A zúzmótelep felépítése tekintetében lehet *homomér* vagy *heteromér* aszerint, hogy a moszatok egyenletesen oszlanak el a teleptesten belül, vagy pedig kizárólag a belső rétegre korlátozódnak.

A zuzmók rendkívül száraz sziklákon, mostoha körülmények között sokáig képesek élni. Hosszú ideig eltűrik a teljes kiszáradást. A zúzmót alkotó gombafonalak különböző növényi savakat választanak ki, amelyekkel a környezetükben levő sziklákat, köveket fokozatosan málasztják. Ezért tartják őket a növényi élet úttörőinek, mivel a terméketlen sziklákat fokozatosan humusszá alakítják át. Ábránkon bemutatjuk a zúzmótest keresztmetszetét és néhány jellegzetes zuzmóformát.

A testalakulás különleges formáját láthatjuk megvalósulni egyes lombos fák és gombák együttélése során. Különösen a fák gyökérzetével élnek együtt bizonyos gombafajok. A gyökereken hamar elpusztulnak a vízfelvevő gyökérszőrök, amelyeket a lombos fával együttélésben élő gomba hifafonal szövedéke pótolja. Ilyenkor a gombaszövedék teljesen benyomul a gyökér sejtjei közé vagy sejtjeibe. Ezt az együttélést *mikorrhizának* nevezik (231. ábra). Nagy jelentőségü a nitrogénanyagcsere szempontjából az ún. *baktérium-szimbiózis*, amely különösen a hüvelyesek gyökérrendszerében (gümőben) alakult ki a levegő szabad nitrogénjét hasznosító baktériumokkal *(Rhizobium* fajokkal*)* kapcsolatban.





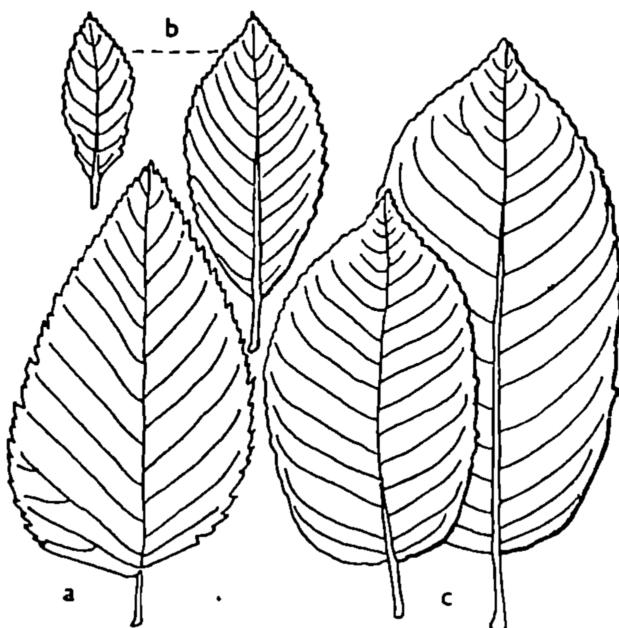
231. ábra. A zuzmó az együttélés jellegzetes példája (a – izlandi zuzmó teleprészlete; b – tölgyfazuzmó; c – keresztmetszet az izlandi zuzmó teleptestéből; 1. gombafonal; 2. moszatréteg)

A NÖVÉNYALAKTAN, NÖVÉNYSZÖVETTAN ÉS SEJTTAN GYAKORLATI JELENTŐSÉGE

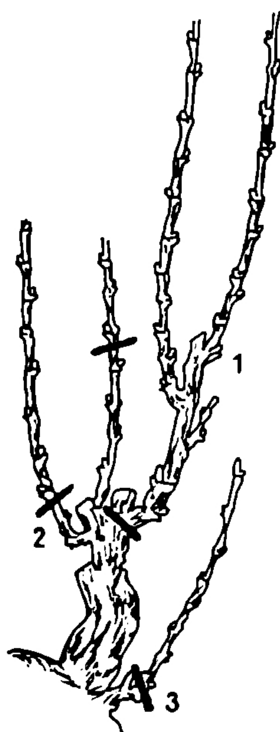
A *növényalaktan* gyakorlati jelentősége igen sokoldalú és kiterjedt. Szükségtelen bővebben fejtegetni, hogy a növények megismerése kezdettől fogva a növényalaktani tulajdonságok alapján történt, továbbá azt, hogy ezáltal az alaktani ismereteknek az emberi élet, sőt a civilizáció szempontjából kezdettől fogva alapvető jelentősége volt. Természetesen a növényalaktan mint tudomány sok olyan ismeretanyagot halmozott föl, amelynek a gyakorlati jelentősége csak áttételesen érvényesül, amely tehát alaptudomány jelleget ad neki. Más tudományos alaktani ismereteket viszont közvetlenül felhasznál a gyakorlat. Nem óhajtjuk részletezni, hogy maga a növényrendszertan elsősorban alaktani ismeretekkel dolgozik, így annak elsőrendű segédtudománya. A termet, az elágazás, a levelek elhelyezkedése, alakja, jellegzetességei, a virág és virágzat szerkezete – mind olyan alaktani tulajdonságok, amelyeket a növényrendszertan elsősorban használ. Vannak azonban olyan tudományágak, amelyek műveléséhez a növényalaktani ismeretek sokszor fontos segítséget nyújtanak. Így az ősnövénytani kutatások során legtöbbször a geológiai rétegekből levéllenyomatok kerülnek elő. Ilyenkor a levéllenyomatok alakjából lehet következtetni a fajra vagy nemzetségre. Gyakran azonban nem áll rendelkezésre az egész levél, hanem annak csak kis darabja. A levélerezet morfológiai kialakulása, elrendeződése ez esetben is olyan jó információkat ad, hogy sokszor teljes bizonyossággal lehet következtetni a fajra (232. ábra és 70. kép) vagy magasabbrendű rendszertani egységre. Ha pl. villás erezetet találunk, akkor a levéltöredék harasztoktól vagy *ginkgó*tól származik. Hálózatos érelágazásból a kétszikűekre, párhuzamosból pedig az egyszikűekre következtetünk. Más fajokra utalnak a tenyeres, és ismét másokra a szárnyas elágazások. Igen jellegzetes például a fahéjfélék alsó oldalere, amely ívesen csúcsra futó, vagy a tölgyek kvadratikusan elágazó finom érhálózata stb.

Ugyanígy a fosszilis termés- és magleletek meghatározásához is a növényalaktan nyújt segítséget. De ez az alkalmazás kiterjed a ma élő növényekre is, mert hiszen a növényismeret csaknem kizárólag a növényalaktanon alapul, és így a növénymeghatározás is. Ezért különböző speciális munkaterületeken is használják az alaktani ismereteket. Így a vetőmagellenőrzés és kereskedelem a magvak alaki tulajdonságai alapján vizsgálja a gyommagvakkal való szennyezettséget, hogy megakadályozhassa veszélyes gyomok elterjedését. Hasonlóképpen a gyógyászatban a különböző teakeverékek ellenőrzése igen fontos. Hogy a szárított levél befelé göngyölödik (pl. zsálya) vagy kifelé (pl. ziliz) az döntő jelentőségű lehet.

Speciális esetben a növényalaktani ismeret életmentő, ill. a hiányos morfológiai (alaktani) tudás halált okozhat. Gondoljunk az erdei gombagyűjtésre, s a gombák között a gyilkos galócára. E rendkívül könnyen felismerhető gombát a morfológiai ismeretek hiányos volta miatt sokan összetévesztik az ehető gombákkal, és sok veszélyes vagy halálos



232. ábra. Három egzotikus égerfaj (a – *Alnus firma;* b – *A. crematogyne;* c – *A. nepalensis)* levél-alakja és -erezete *(Krüssmann* [1960] nyomán)



233. ábra. A szőlőtőke metszésének meghatározása morfológiai alapon: 1. letermett termőcsap; 2. volt ugarcsap, amelynek jobb oldali vesszője lesz az idei termőcsap, bal oldali pedig az ugarcsap; 3. biztosító csap; a vonalak az új metszés helyeit jelzik *(Csepregi* [1959] szerint)

mérgezést okoz világszerte. Sajnos, hazánkban is évről évre szedi áldozatait, sőt volt olyan év, amikor 50-nél is több nyilvántartott mérgezés történt (ebből halálos is volt). Pedig az megkülönböztethető az ehető gombáktól teljes biztonsággal. Például a hozzá hasonló ehető selyemgomba kalapjának a szélén jól fejlett bordázottság van, addig a gyilkos galóca kalapjának a széle sima. A gyilkos galóca tönkjén felül gallér van, a selyemgombáén pedig nincs (71. kép).

A faiparban és fakereskedelemben a *kéreg alaktani sajátságainak* a segítségével gyakran fontos ellenőrzési és válogatási lehetőség kínálkozik. A növényalaktanban járatos faipari szakember könnyűszerrel elkülöníti a silány minőségű cser-rönköt az értékes tölgytől. A cser kérgének ugyanis hatalmas, kiemelkedő éles bordái vannak, a köztük levő barázdában többnyire rózsaszínű vonallal, míg a nemes tölgyek kérgének barázdája kisebb, lapos, a barázdában hiányzik a rózsaszínű vonal. Ez azért fontos, mert a fatest alapján szabad szemmel nehéz a megkülönböztetés.

A szőlőművelésben is éppen azért becsülik nagyra a jó szakembert, mert annak elsőrendű növényalaktani ismeretei vannak (elsősorban a szőlőre vonatkozólag). Nem mindegy ugyanis, hogy a szőlő metszésekor melyik ágat hagyják meg ugar-csapnak (olyan hajtásrészlet, amelyet egy év múlva fognak termőre), s melyiket nevelik termőcsappá stb. E tekintetben az oldalhajtások elhelyezkedése, szártagjainak hossza és annak változása döntő, éppúgy, mint a termővessző visszametszésében (233. ábra). Ugyanúgy fontos a nyári és téli rügyek növekedése, kihajtása, és lemetszése.

A gyümölcskertészetben szintén alapvető jelentőségűek a növényalaktani ismeretek, ugyancsak a metszés miatt. Például az almaféléken a rövid szártagú termődárdák, a hosszabb termőnyársak, és főleg az elágazó, ún. fészkek mennyisége és elhelyezkedése döntően befolyásolja a termés mennyiségét, minőségét és folyamatosságát. Ezért a metszést úgy végzik, nehogy a fészkek a hosszú hajtások végeire csoportosuljanak, mert ez kimeríti a fa termőerejét, és meggátolja vagy leállítja a korona egészséges továbbfejlődését.

A fentieket csak példaként említettük a növényalaktan sokféle gyakorlati alkalmazási köréből, de ezek is jól illusztrálják, mennyire szükséges a növénytermesztésben egy-egy növényfaj vagy fajta helyes termesztéséhez a növény alaktanának előzetes tanulmányozása, és általában csaknem minden, a növényekkel foglalkozó gyakorlati ágban a vonatkozó alaktani tulajdonságok ismerete.

Az előbbiekkel szoros összefüggésben van a növényszövettan gyakorlati alkalmazási köre. A *növényszövettan* – jellegénél fogva – mikroszkópos tudomány. Noha a növények számos szövettani tulajdonsága szabad szemmel jól megfigyelhető, mégis e tulajdonságok helyes értelmezése legtöbbször csak a mikroszkóp segítségével lehetséges. Jól megfigyelhetjük pl. a levelek erezetét, a levelek színének és fonákának színkülönbségeit, a fák évgyűrűit, egy körte húsának puha vagy kásás voltát, a nyírfa fehér kérgének a lemezességét, a cserfa kérgének a repedezettségét stb. De csak a mikroszkópi vizsgálattal állapíthatjuk meg, hogy a levélerekben összetett fa- és háncsnyalábok vannak; hogy a levél két oldala közötti színkülönbséget az oszlopos és a szivacsos parenchima eloszlása okozza; hogy a kásás körte húsában kősejt-csoportok vannak; hogy a nyírfa és cserfa kérgének különbsége a korábbi peridermának a héjkéregben levő eloszlásán, ill. a parakambium megalakulásán, élettartamán és különböző ritmusú működésén alapszik stb.

A mikroszkópot csak a XVII. században fedezték fel, így az intenzív szövettani kutatások is csak azután indulhattak meg. Mégis a gyakorlati szükségszerűség sokkal régebben követelte a szövettani kutatásokat. Mikroszkóp hiányában azonban akkoriban csak a szabad szemmel való vizsgálódásra szorítkozhattak, amelyből sok téves következtetés fakadt. A magasabbrendű állatok testének differenciáltabb, és szabad szemmel jobban megfigyelhető anatómiai, szövettani szerkezete viszonylag jobban ismert lévén, az ottani fogalmakat igyekeztek alkalmazni a növényekre is. Az i.e. IV–III. században *Arisztotelész* tanítványa, *Theophrasztosz* foglalkozott – részben mestere nyomán – a növényanatómiával. Szerinte a növények teste nedvből, rostokból, erekből, húsból, csontból, kéregből és bélből áll. Később az I. században a híres *Plinius Secundus* fölhasználta Arisztotelész és Theophrasztosz tanait, de azokat ismeretanyagukban jelentősen kiegészítette, és kereste a gyakorlati vonatkozásait. Így ír pl. a fákról: „A fa egész testében, mint az állatokéban, bőr, vér, hús, erek, véredények, csont és bél van. A bőr helyett van a kéreg." Ez alatt találjuk „a zsírosságot, amelyet színe miatt fehér szijácsnak neveznek". Ez „a tölgyben könnyen rothadó. Ez alatt van a hús, és alatta a csont. Ez a fának a java . . . Nem minden fának van sok zsírja és húsa. A puszpángnak, somnak, olajfának egyikből sincs semmi, sőt bele sincs, és csak egészen kevés a vére." Megállapította, hogy a legjobban hasítható fák kizárólag rostokból állnak. Úgy vélte, hogy „a fák kivágási ideje akkor van, amikor zöldek, különben a kéreg nem válik el". Ez a csak később felfedezett kambium tevékenységéről szóló korai tudósítás; természetesen ő nem ismerte a dolog lényegét. Kimerítően ismertette a zavart növésű gyökérfák szerkezetét, és fölismerte az egyébként szemre nagyon szép anatómiai szerkezetben annak beteg voltát. Bizonyos iróniával számolt be arról, hogy e beteg fákból készült asztalokat sokkal drágábban vették, mint a többit, sőt példának hozta fel *Cicero* asztalát, amelyet tulajdonosa 50 000 aranyért vásárolt (akkoriban egy nagy földbirtok ára volt).

Látjuk tehát, hogy már az ókorban keresték és föl is használták a még teljesen kezdetleges növényanatómia gyakorlati jelentőségét. Természetesen komoly szövettani kutatásokról csak a mikroszkóp felfedezése utáni időkben lehetett szó, elsősorban a XIX. század elejétől kezdve. Ekkor ugyanis a rohamosan fejlődő technika, a kiterebélyesedő ipar és kereskedelem, s az egyre módszeresebbé váló növénytermesztés maga után vonta a többi tudomány közt a növényszövettan erőteljes művelését és sokoldalú kifejlesztését is. Ma ez a tudomány hatalmas anyagot dolgozott már fel; modern vizsgáló és mérőműszerek tömegével és kiértékelő módszerekkel dolgozik, és maga is számos tudományágra oszlik. A gyakorlattal sok és egyre növekvő kapcsolata van.

A NÖVÉNYALAKTAN ÉS SZÖVETTAN KAPCSOLATA MÁS TUDOMÁNYOKKAL

Igen szoros és egyre intenzívebb a kapcsolat a növényrendszertannal és törzsfejlődéstannal. Ez egyrészt e tudományok megállapításainak a szövettan oldaláról való alátámasztásában vagy kétségbevonásában nyilvánul meg, másrészt a növényi rokonságkutatás szövettani alapon való elmélyítésében. Már régen ismeretes, hogy pl. a harasztok és nyitvatermők szállítószöveteiben a vízszállítást elsősorban a primitívebb tracheida-sejtek végzik, míg a zárvatermőkben emellett mindig vannak tracheák, amelyek az előbbiekkel szemben több perforált falú sejtből állnak, s ezért mint hosszú csövek (egyes esetekben a 10 m-t is meghaladják) sokkal jobb vízszállítási tulajdonságokkal rendelkeznek (72. kép). Éppígy a harasztok és nyitvatermők szállítószöveteinek háncsrészében az asszimilált tápanyagok hosszirányú áramoltatását csak rostasejtek végzik, a zárvatermő kétszikűekben emellett mindig vannak fejlettebb rostacsövek, míg az egyszikűekben csaknem kizárólag rostacsövek fordulnak elő. E szövettani sajátságok jól alátámasztják a rendszertan megállapításait, sőt a törzsfejlődéstannak ama tanítását, hogy az egyszikűek a legfejlettebbek. A kétszikűek közt azonban van néhány növénynemzetség, pl. a *Drimys*, amelyikben a tracheák hiányoznak, és így szervezetileg közel áll a nyitvatermőkhöz. E tulajdonságot már régebben kimutatták, de akkor még véletlen konvergenciának tekintették. Csak újabban – amióta a *Polycarpicae* rendet (ahova a *Drimys* is tartozik) a modern rendszerek a zárvatermők kiinduló csoportjául tették – lett érthető és logikusan elhelyezhető ez e jelenség, sőt a modern rendszerezési eljárás egyik perdöntő bizonyítékává vált. Ezzel szemben a nyitvatermők között is találunk növényeket, amelyek szállító nyalábjaiban hatalmas tracheák vannak. Ilyen pl. a nálunk is vadon előforduló csikófark *(Ephedra)* (73. kép). Ez viszont arra figyelmeztet, hogy az *Ephedra* és közvetlen rokonsági köre törzsfejlődéstanilag valamennyi nyitvatermő között a legfejlettebb.

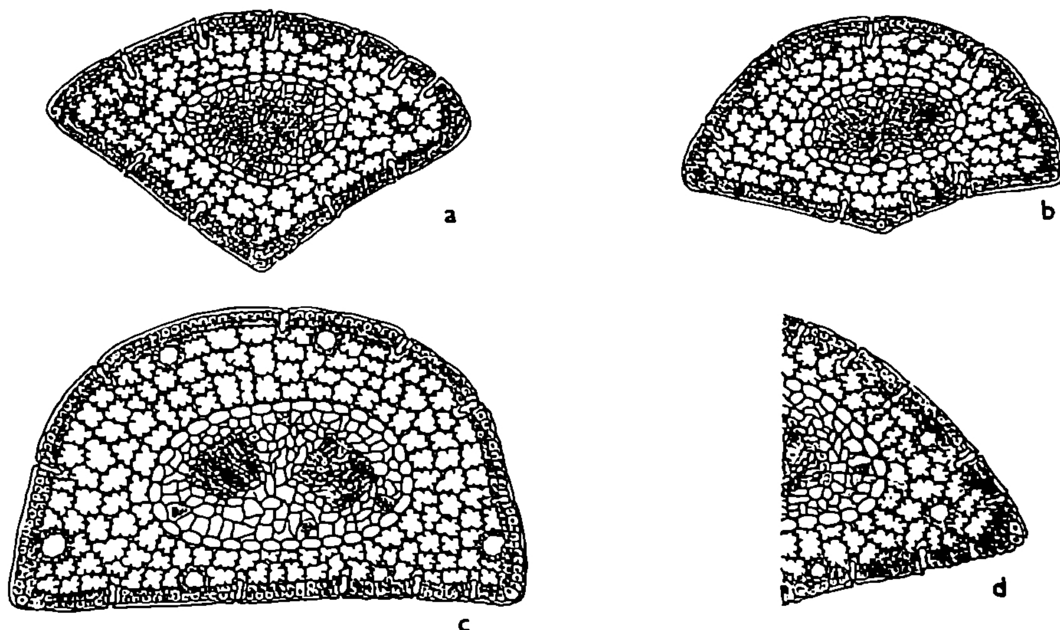
Sok más szövettani sajátságnak is rendszerezési jelentősége van. Az évgyűrűs szerkezetű, másodlagos fatest pl. csak nyitvatermők és kétszikűek között fordul elő, de hiányzik az egyszikűek szárából; viszont a kollaterális zárt szállítónyaláb az egyszikűekben a legelterjedtebb. Újabban komoly szerepe van az alaktannak a természetes rendszer további tökéletesítésében, mégpedig a nyitva- és zárvatermők ún. polifiletikus leszármazásának bizonyításában. Az új rendszer felállításának megkísérlésekor a szövettani tulajdonságokat messzemenően figyelembe veszik. Többek között az epidermiszen a gázcserenyílások szerkezete, elrendeződése (sorjában vannak), valamint a gyökérszőrök elágazása alapján az egyszikűeket közvetlenül a nyitvatermők *Cycadinae* (szágófélék) rendjéből származtatják. Ezek ugyan vitatott elméletek, de például szolgálnak a szövettan jelentőségére a növényi rokonságkutatásban.

A szöveti szerkezet azonban nemcsak a nagy, hanem a kisebb rokonsági egységekre is jellemző, ezért ott is jól felhasználható a rendszerezésben. Jellegzetesek pl. a kéregparenchima és a háncsszövetekben előforduló tejcsövek v. tejedények. Ezek jelenléte bizonyos családokra, pl. az eperfafélék *(Moraceae)*, mákfélék *(Papaveraceae)*, kutyatejfélék *(Euphorbiaceae)* családjára, vagy a fészkesvirágzatúak *(Compositae)* nyelvesvirágú *(Liguliflorae)* alcsaládjára jellemző. Az illóolajjáratok jelenléte alapján pl. jól tudjuk jellemezni a narancsfélék *(Rutaceae)*, az ernyősök *(Umbelliferae)* családjait, sőt e járatok kialakulásának segítségével az említett családokat egymástól szövettanilag is meg tudjuk különböztetni. Éppúgy az illóolajat fejlesztő mirigyszőrök vagy illóolajtartó sejtek alapján jellemezni tudjuk pl. az ajakosok *(Labiatae)*, a gólyaorrfélék *(Geraniaceae)* családjait, sőt e sejtek előfordulása alapján különbségeket is tudunk tenni köztük. Például e sejtek csak az

epidermiszen fordulnak elő a *Labiatae* családban, belsőbb parenchimatikus szövetekben találhatók pl. a macskagyökérfélék *(Valerianaceae)* vagy a farkasalmafélék *(Aristolochiaceae)* egyes tagjaiban. Az epidermiszen levő sztómák melléksejtjeinek a száma és elhelyezkedése ugyancsak rendszertani jelentőségű. Így pl. a két, a zárósejtekkel párhuzamosan álló melléksejt a buzérfélékre *(Rubiaceae)* és más családokra jellemző. A *Labiatae* család tagjain e két melléksejt a zárósejtekre keresztirányban helyezkedik el, míg a keresztesek *(Cruciferae)* családjára mindig kettőnél több melléksejt jelenléte jellemző. A rózsafélék *(Rosaceae)* családján belül jellegzetes pl. a szilvafélék *(Prunoideae)* alcsaládjára, hogy fatestének tracheáiban csaknem mindig mézgacsöppek keletkeznek, míg ez a többi alcsaládbankevésbé fordul elő. Ezek csak kiragadott példák, mert se szeri, se száma azoknak a szövettani jellegzetességeknek, amelyeket a rendszertan fel tud használni. A rendszertani szövettannak komoly eredményei vannak, amelyeket nagy monográfiákban foglalnak össze.

Fontosak az ún. *finomrendszertani szövettani* tanulmányok, amelyek gyakran rendszertani problémákat tisztáznak. Az ilyen jellegű munkák nagy tömegéből csak a legmodernebbek közül említünk epidermisz-vizsgálatokat a pázsitfűfélék *(Gramineae)* családjában (74. kép) és a páfrányokon, továbbá levélanatómiai munkákat fenyő *(Picea* és *Pinus)* fajokon (234 ábra). E tanulmányok során rendszertani kérdések is tisztázódtak, amelyeknél az epidermisz-sejtek alakja és elrendeződése, a fűfélék kova-, para-sejtjeinek és epidermisz-sejtjeinek a helyzete, továbbá a sztómák fejlődése és kialakulása, valamint az epidermisz-függelékek játszottak szerepet.

Speciális területe a növényszövettan alkalmazásának az *ősnövények szövettana (paleohisztológia)*. A letűnt geológiai korok rétegeiben ugyanis megtalálhatók azóta többnyire kihalt növények maradványai, amelyekből az akkori növényzetre és a növények történetére következtetnek. E részek megmaradására az adott lehetőséget, hogy nagyon sokszor kovasavval impregnálódtak. Az ilyen kövesedett növénymaradványokból előbb különleges eljárással egészen vékony (néhány ezredmilliméter) csiszolatokat készítenek, amelyek azután mikroszkóppal vizsgálhatók. Ezen a módon bizonyos határokig sikerült tisztáz-



234. ábra. Néhány kínai fenyő *(Pinus)* faj tűlevelének keresztmetszete (*Li*, 1963)

ni még a legősibb, több száz millió éves növények szöveti szerkezetét is. Sőt tovább menve: az egymást követő geológiai korok növénymaradványainak paleohisztológiai összehasonlító tanulmányozása révén a különböző növényi szövettípusok és szövetrendszerek törzsfejlődését is nyomon lehetett követni. E vizsgálatok révén lehetett megállapítani, hogy pl. a szár központi hengerének legősibb formája az ún. *haplosztéle*, amely központi fakötegből és az azt körülvevő háncshengerből állott. A fejlődés folyamán a faköteg közepén bél alakult, s a fa- és háncshenger feldarabolódása, megduplázódása és elkülönülése révén keletkeztek a különböző szállítószövet-típusok.

A paleohisztológia segítségével nemcsak fejlődéstörténeti kérdéseket tudunk megoldani, hanem következtetni lehet az egykori vegetációra, s ennek révén a klímára. Gyakran ugyanis egy-egy geológiai rétegből csak kövesedett fa- vagy fatörzs-maradványok kerülnek elő, amelyekről szabad szemmel nem lehet a faji hovatartozásukat megmondani. Ilyenkor a mikroszkópos, szövettani vizsgálattal határozzák meg a növényfajokat. Máskor csak vékony levéllenyomat-töredékek maradtak fenn. Az ilyen lenyomat felületére kollodiumot vagy más, szerves oldószerben feloldott, áttetsző anyagot öntenek (a modern műanyagkémia sok, erre alkalmas anyagot produkál), és az oldószer elpárolgása után keletkezett filmet lehúzzák róla. E film az epidermisz-sejtek pontos lenyomatait tartalmazza, és mikroszkópban annak meglepő hűségű szövettani képét mutatja.

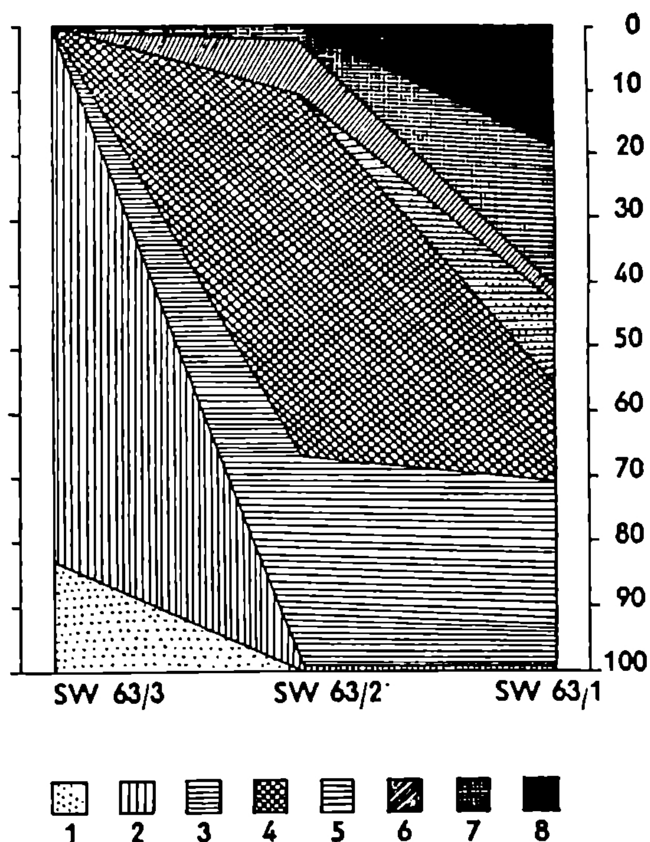
Többek között ilyen és hasonló módszerekkel állapították meg, hogy pl. az északi sarkkörön túl fekvő Spitzbergákon több millió évvel ezelőtt trópusi növényzet tenyészett, tehát akkor egészen más klíma volt ott, mint ma, amikor a jég és a hideg uralkodik. Éppígy nagy fontosságú, sőt gyakran kizárólagos módszer a paleohisztológia a széntelepek növényanyagának vizsgálatában. Tudvalevő, hogy a kőszéntelepek elsősorban fa termetű növények tömegeinek sok millió év alatt történő elszenesedéséből származnak. Különösen a fiatalabb barnaszéntelepekben, ahol a kémiai és fizikai elváltozások még nem olyan nagymérvűek, sok szenesedett famaradvány van. Sokszor e maradványokból – megfelelő előkezeléssel – közvetlenül készíthetők mikroszkópi vizsgálatra alkalmas, vékony metszetek, máskor azonban kanadabalzsamba vagy valamilyen műanyagba kell azokat beágyazni körülményes eljárással, s azután lehet preparátumokat készíteni. A lignitek mikroszkópi vizsgálataival állapították meg, hogy a harmadkor második felében, az ún. miocén és pliocén időszakokban a Magyar Középhegységben mammutfenyők éltek, míg a hegyek lábánál levő mocsaras vidéken az ún. mocsárciprus, a ciprus és más tűlevelűek fordultak elő nagyobb számban. E fajok ma már nem élnek Magyarországon, sőt egy részük Európában sem. Egykori előfordulásuk a mainál jóval melegebb, szubtrópusi jellegű éghajlatra utal.

MIT BIZONYÍTANAK A FASZÉNVIZSGÁLATOK?

A paleohisztológiai kutatások éghajlatjelző és egyúttal időpontjelző szerepe különösen kidomborodik az *anthrakotómiai vagy faszénanatómiai* vizsgálatok nyomán. E tudományág elsősorban a geológiai negyedkorból fennmaradt faszéndarabok mikroszkópi vizsgálatával foglalkozik. A földtörténeti negyedkorban zajlottak le az európai belföldi eljegesedések, az ún. jégkorok. Ezek kipusztították a trópusi jellegű növényzetet, s csak a hidegnek ellenállóbbak maradtak fenn. Az eljegesedések azonban sűrűn váltakoztak melegebb, nedvesebb vagy szárazabb klímájú időszakokkal, s ez messzemenően éreztette hatását nemcsak a növényzet, hanem az állatvilág és a földrajzi-geológiai környezet változásában,

valamint az akkor már élő ősember kultúrálódásában és fejlődésében. Az ősember megismerte a tüzet, és barlangban lakott. Tűzhelyén egyes fadarabok a tökéletlen égés következtében elszenesedtek, faszénné váltak. Míg azonban a földbe került fadarabok a legtöbb esetben elkorhadnak, semmivé válnak, addig a faszén megmarad akár több százezer évig is, miután csaknem tiszta elemi szénné alakulva kémiailag indifferens, és a mikróbák sem támadják meg. Képződött faszén természetes erdőtüzek alkalmával is, és egy része később a védő löszrétegbe került. A faszén megőrzi a fa eredeti szövettani szerkezetét, és éppen ezért utólag mikroszkóppal meg lehet állapítani, milyen fajból származik. Erre a célra a faszenet légritkított térben különleges anyagba ágyazzák, és ugyancsak speciális módon metszeteket, preparátumokat készítenek belőle (75. kép). Újabban a faszenet eredményesen vizsgálják a felülvilágításos ún. *opak-mikroszkópiá*val, amelynek lényege az, hogy a preparátumot a szokásostól eltérően nem át-, hanem felülről megvilágítják (76. kép). Miután itt a beágyazás és metszetkészítés elmarad – az egész eljárás lényegesen megrövidül. Természetesen egyes esetekben a beágyazásos technikával is kell dolgozni.

Magyarország a földrajzi és földtani körülmények folytán különösen gazdag negyedkori faszenekben, s több kutató munkájával – különösen az opak-módszer bevezetése óta – sok ezer darabot vizsgáltak meg (235. ábra). Ennek eredményeképpen sikerült nálunk is az utolsó nagy jégkor (több mint százezer év) jelentős vegetáció- és klímaváltozásait bizonyíthatóan rekonstruálni. (Az anthrakotómia az eredményeit a társtudományokkal: régészettel, földtannal, őslénytannal, csillagászattal, növényföldrajzzal stb. való szoros együttműködéssel érte el.) Megállapították, hogy az utolsó (Würm) jégkor négy hideg szakaszában az Alföldön és a hegyekben is havasi fenyves erdők és fák voltak cirbolyával, s e rendkívül hideg, több ezer éves szakaszokat a lombos fák közül csak kevés vészelte át, köztük a tölgy és a platánlevelű juhar. Az utolsó jégkor előtt (több mint százezer éve) viszont melegkedvelő fák – ostorfa, cserszömörce stb. – éltek, jelezvén a mainál kedvezőbb éghajlatot.



235. ábra. A jégkor utáni vegetáció története – faszén-diagramon, a Német Középhegységből (Szerző): 1. cirbolyafenyő; 2. erdeifenyő; 3. tölgy; 4. juhar, nyír, hárs; 5. szil; 6. mogyoró; 7. kőris; 8. bükk

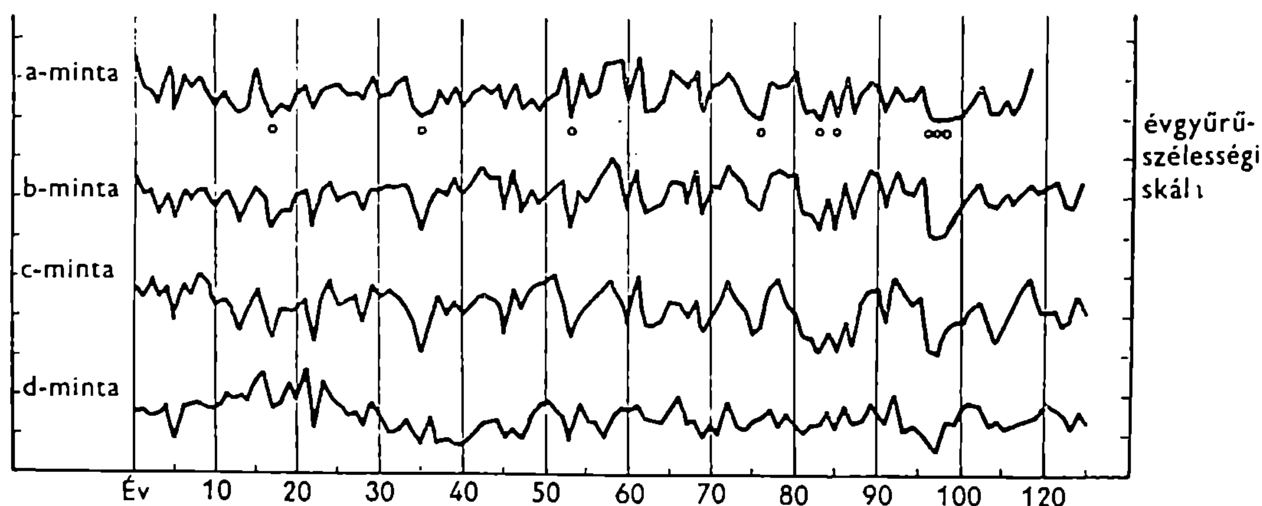
De az anthrakotómia és a vele kapcsolatos faanatómia a modern növényföldrajzi problémák megoldásához is segítséget tud nyújtani. Így pl. régi és sokat vitatott probléma volt hazánkban a szelídgesztenye őshonossága. Az erre vonatkozó régebbi miskolci faszén-adatot később kétségbevonták, mígnem a Budai-hegységben és Sümeg mellett – újkőkori és bronzkori ősemberi lelőhelyeken – kétségtelen faszén-maradványokra bukkantak, amelyek az őshonosságot igazolták. Pécs környékén nemrég egy római kori út régészeti feltárásakor egykori alátét rőzsedarabokat találtak, amelyek közt a mikroszkópi vizsgálat a jegenyefe-

nyő darabjait mutatta ki, ezzel igazolva a ma már ott nem élő fafaj egykori jelenlétét. Ugyanígy sikerült a gyertyán és a vadalma valamikori tiszántúli jelenlétét kimutatni a tiszalöki vízlépcső építésekor előkerült Árpád-kori falu faszén-maradványai alapján.

A régészet is sokat köszönhet az anthrakotómiának. Csak megemlítjük, hogy az ősember magyarországi jelenlétét – első ízben a múlt században – faszén-maradványok igazolták perdöntően, az óruzsini barlang 1880-as ásatásakor. Ezenkívül a történelem előtti és történelmi időkből fennmaradt számtalan növényi maradvány mineműségét a szövettani vizsgálatok tisztázták. Ezzel felvilágosítást kapunk arról, hogy a különböző korok iparosai milyen növényeket és növényi eredetű anyagokat használtak fel. Így tudtuk meg például, hogy a rómaiak Magyarországon kútdongának jegenyefenyőt, kútabroncsnak tölgyet, fakoporsónak ugyancsak jegenyefenyőt vagy vörösfenyőt használtak; megismertük, hogy a honfoglaló magyarok miből készítették nyilaikat, nyeregkápáikat, szöveteiket stb.

Van a szövettannak egy olyan ága, amely egyrészt a régészetnek, másrészt az éghajlattannak, a növényélettannak, és a növényökológiának szolgáltat igen értékes felvilágosításokat. Ez az ún. *dendrokronológia* vagy más szóval évgyűrű-időmeghatározás, amely tulajdonképpen a faanatómia (*xilotómia*) területéhez tartozik. Ismeretes, hogy az extratropikus vidékeken élő fák törzsében általában minden évben egy új évgyűrű képződik. A trópusi fafajok törzse legtöbbször nem évgyűrűs, csak a mérsékelt égövieké. Ebből következik, hogy bármely fatörzs életkorát megtudjuk, ha az évgyűrűit megszámoljuk. A századfordulón egy amerikai csillagász jutott arra a gondolatra, hogy a szabályosan (kb. 11 évenként) ismétlődő erősebb napfolttevékenység hatását az évgyűrű szélességének váltakozásain ellenőrizze, és amerikai fenyőfajokon nagy megegyezéseket tapasztalt. Azóta a dendrokronológiai kutatások nagymértékben elterjedtek. E tudományág azon alapszik, hogy egy fatörzsben egymás mellett levő két évgyűrű szélessége a legritkább esetben azonos, mert az egyik majdnem mindig szélesebb, mint a másik. Ha sorra vesszük az egymás után következő évgyűrűket, és azok szélességi változásait grafikonon ábrázoljuk, akkor sajátságos görbéket kapunk. Miután az évgyűrűszélesség a termőhely és az időjárás függvénye, ezért azonos fafaj esetén, egy-egy éghajlati területen, azonos időszakaszokban azonos grafikongörbe-alakokat is nyerünk. Ez a felismerés nemcsak megalapította a dendrokronológiai tudományágat, hanem szélesre nyitotta az alkalmazási területek kapuit.

Az amerikai dendrokronológiai iskola Arizónában nagy munkával mammutfenyőkre,



236. ábra. Szinkronba hozott californiai évgyűrű-görbék (Ferguson, 1962)

sárgafenyőkre és más fajokra vonatkozóan – több mint 2000 évre visszamenően kidolgozta az évgyűrű-görbéket (236. ábra). Ennek birtokában most már bármilyen régi fadarabról, főleg pedig gerendákról meg lehetett mondani, hogy milyen régiek, sőt ha kéregdarab is maradt rajtuk, akkor pontosan meg lehet a kivágás évét is állapítani. Ilyen módszerrel azután a régi indián települések korát tudták pontosan kimutatni (természetesen csak akkor, ha ott famaradvány is volt), ami történelmileg nagy jelentőségű, miután a régi indián kultúrákból írásos adat nem maradt. A növényszövettan ez esetben sok történelmi és régészeti, addig megoldhatatlannak vélt problémát oldott meg könnyűszerrel, s ezzel az egész említett kérdés történelmének szemléletét helyes útra terelte. A sok közül csak egy példaként utalunk az amerikai pueblo indiánok település-viszonyainak a tisztázására. A dendrokronológia mutatta ki, hogy ez a nép az i. sz. V–VIII. században élt ott. A módszert később Európában is alkalmazták és továbbfejlesztették – ugyancsak sok értékes történelmi és régészeti eredménnyel. Többek között meghatározták számos történelem előtti cölöpépítmény építésének és létezésének időtartamát. Így sikerült például kétséget kizáróan tisztázni – több ellentétes véleménnyel szemben –, hogy a Buchau-i történelem előtti vízi cölöpvár nem hosszabb idők hozzáépítéseivel alakult ki, hanem egyszerre készült, mégpedig négy év alatt.

AZ ÉVGYŰRŰELEMZÉS GAZDASÁGI JELENTŐSÉGE

A dendrokronológiai módszert föl lehet használni a gazdasági gyakorlatot érintő kérdésekben is. Megállapították például, hogy a hegyvidéki vörösfenyő, jegenyefenyő és a tiszafa a nyári hőmérséklet nagyságától függően hoz létre szélesebb vagy keskenyebb évgyűrűket, míg a tölgy és az erdei fenyő évgyűrűinek szélessége inkább a csapadéktól függ. Sőt mint érdekességet megemlíthetjük, hogy a nyugat-európai lucfenyő és a bükk az előző évi csapadékra érzékeny. Ezek az adatok az erdészet számára nem elhanyagolhatók, miután nagy jelentőségük van a fahozam kiszámítása és növelése szempontjából. A módszert tovább finomították olyan értelemben, hogy most már nemcsak az évgyűrűk szélességét mérték, hanem annak bizonyos szerkezeti elemeit, elsősorban a korai és késői pászta szélességét és arányát, azután a tracheák elrendeződését és nagyságát stb., s ezt összehasonlították a rendelkezésre álló időjárási adatokkal. Ezen a módon például az Érchegységben, az Alpokban, a Vogézekben és a Beszkidekben idős bükk-, luc- és jegenyefenyőtörzsek, valamint régi időjárási adatok segítségével 200–250 évre visszamenően sikerült az évgyűrű-szélesség, évgyűrű-szerkezet közötti összefüggéseket kimutatni. Más kutatók Törökországban egy fenyőfaj évgyűrűszerkezetének változásai alapján 200 évre visszamenőleg nemcsak az évi csapadékmennyiségnek, hanem a csapadék éven belüli eloszlásának a változásait is meg tudták állapítani. Ezek a meteorológiai adatok ott sokat jelentenek, mert addig hiányoztak. Ehhez hasonló feladatot végeztek el évgyűrű-analízis segítségével Dél-Afrikában is. A dendrokronológia az elmondott esetekben már bízvást nevezhető *dendroklimatológiá*nak, s mint láttuk, ennek közvetlen gyakorlati kihatása van.

Az *évgyűrűelemzés*t a fák életciklusának, egyedfejlődésének nyomon követésére, valamint az időjárással való összefüggések tisztázására a tudományos és erdészeti gyakorlat messzemenően felhasználja. Az évgyűrűgörbékből meg lehet határozni a fák kivágásának legkedvezőbb időpontját. A magyarországi bükkfajokról például jellegzetes S-alakú görbéket kaptak. Szovjetunióbeli lucfenyőkön statisztikai vizsgálatokkal mutatták ki,

hogy a nagy termésű éveket követő évben széles, de nagyon kis fajsúlyú évgyűrű következik. Hazai kajszioltványokon évgyűrűelemzéssel arra a következtetésre jutottak, hogy az alany és az oltóág közötti összeférhetetlenség kb. 10 évig csökken, majd nő. Lehet, hogy ez a jelenség a kajszifák kb. 20 éves korban bekövetkező ún. gutaütésével van összefüggésben. Ez esetben különböző alanyokból és nemes oltóágakból álló oltványok hasonló vizsgálatával ki lehet választani a legmegfelelőbb alanyokat.

Ma már az évgyűrűk szélességi és szerkezeti elemzésére egyre több, modern mikroszkópi és más műszert, sőt készüléket fejlesztettek ki. Példaképpen említjük, hogy az évgyűrűszélesség mérésére speciális mikroszkópokat gyártanak a Szovjetunióban és Németországban, Svédországban pedig mikroszkóppal egybekötött automatikus mérő- és számlálóműszert szerkesztettek, amely a mérések és kiértékelések eredményét papírlapra nyomtatja. Angliában és Amerikában ezt elektronikus kivitelben állítják elő. Modern mikroszkópi berendezések állnak rendelkezésre a szövet- és sejttérfogat mérésére is (77. kép). Ezek a készülékek a munka eredményességét és pontosságát nagyban fokozzák. Komoly problémát jelentett dendroklimatológiai és technikai szempontból az évgyűrűk korai és késői pásztájának elhatárolása és a pászták arányának a kiszámítása. Ezt újabban mikroszkópi fotometriával (fotocellás mérőműszer és berendezés segítségével) mérik, az arányt pedig az optikai súlypont alapján számítják ki, amikor is az évgyűrűben meghatározott helyeken és irányokban résblendés fényméréseket végeznek, s az eredményt egy erre a célra szerkesztett matematikai képletbe helyettesítik be.

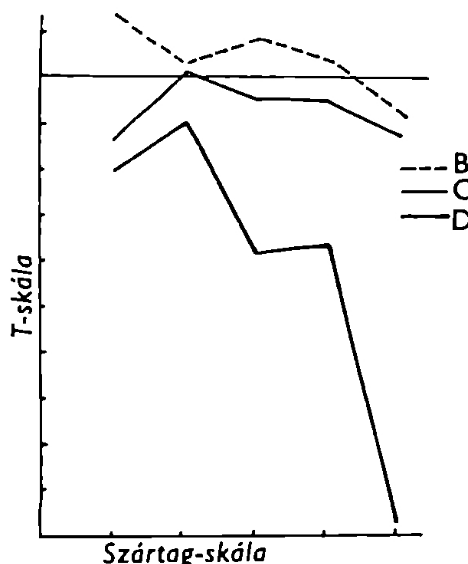
A NÖVÉNYSZÖVETTAN ÉS A MEZŐGAZDASÁGI TERMELÉS

A dendroklimatológiával kapcsolatban szólnunk kell az *ökológiai* és a *kvantitatív szövettan*ról, amely különböző termőhelyeken élő, azonos fajú növények szöveti szerkezetét vizsgálja, részben a *kvantitatív mikroszkópia* segítségével. A különböző termőhelyek (más talaj, hőmérséklet, nedvesség, csapadék, sugárzás, klíma stb.) hatása ugyanis gyakran a szöveti szerkezetben is jelentkezik. A külső tényezők és a szöveti szerkezet közötti összefüggések tisztázása pedig mind tudományos, mind pedig gyakorlati szempontból nagyon fontos lehet. Súlyos problémája a mezőgazdaságnak egyes kedvezőtlen időjárású években a gabonafélék megdőlése. Ekkor ugyanis sok gabona megy veszendőbe, a termésérés késik vagy egyenetlen, nagy az elhullás, azonkívül a gépi aratás is nehézkes, vagy éppen lehetetlen. Sikerült olyan összehasonlító kvantitatív szövettani eljárást kidolgozni, amelynek segítségével számszerűen ki tudjuk fejezni a különböző termőhelyeken élő vagy különböző módon kezelt gabonafélék (pl. búza) megdőlési hajlamát. A gabona szárában előzőleg szövettani méréseket végeznek, és a sejtek méreteit, elosztását, elrendeződését veszik tekintetbe, azonkívül meghatározzák a szövetek, valamint a sejtfalak és sejtüregek térfogat-arányát. E műveletekhez különleges mikroszkópi mérőokulárokat, integráló feltéteket (77. kép) stb. használnak, amelyek nagy fontosságú, félautomatikus berendezések. A kapott értékeket e célra szerkesztett matematikai képletekbe behelyettesítve nyerik az ún. *szilárdítási tényezősorokat*, amelyek grafikusan ábrázolhatók, és belőlük számszerűen le lehet olvasni a megdőlési hajlamot (237. ábra).

Kvantitatív anatómiai módszerekkel vizsgálatokat végeztek homokon, ártéren és réti talajon nőtt kőrisfákon. Megállapíthatták többek között, hogy a galériaerdő kőriseinek

rosttartalma a legnagyobb, míg az alkálikus réti talajon a parenchima-tartalom szaporodik föl.

Az ökológiai növényszövettannal szoros kapcsolatban van és attól sokszor élesen el sem különíthető a *kísérleti és élettani növényszövettan*, amely szintén hasznos felvilágosításokat adhat a gyakorlatnak. Az előbbiekben említett búzaanatómiai vizsgálatok is egyúttal kísérleti szövettani tanulmányok. Kísérletet végeztek búzával, rozzsal és árpával úgy, hogy különböző parcellákon más-más műtrágyával és műtrágyakombinációval kezelték. A szövettani vizsgálat során kiderült, hogy a rostszövetek sejtjeinek falvastagsága akkor a legnagyobb, ha elegendő kálium tartalmú műtrágyát kapott a növény. Hasonló vizsgálatokat végeztek kenderszárakon, és ott is kb. azonos eredményre jutottak. Megállapították ezenkívül, hogy a kálimûtrágya hatására a szár felső részében sokkal jobban vastagodtak a sejtfalak, mint az alsóban.



237. ábra. Búza szövettani szilárdítási tényezőjének (T) változásai különböző trágyázási módokra; a B-görbe mutatja a legnagyobb, a D-görbe pedig a legkisebb szilárdságot *(Stieber – Pál,* 1959)

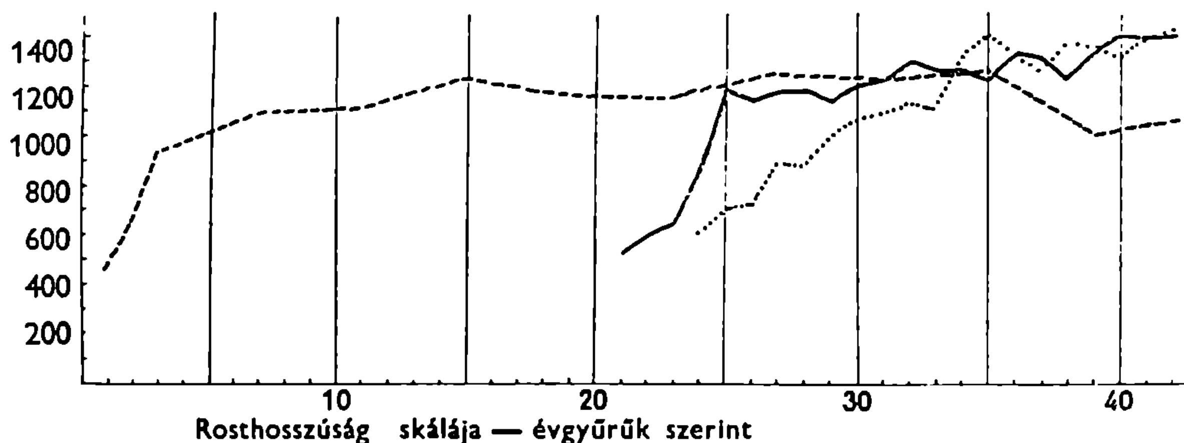
Igen érdekes eredményeket szolgáltattak egy növesztő anyaggal, az ún. *heteroauxin*nal való laboratóriumi kísérletek. E növesztőszer hatására a szállítószövet-rendszer fejlődése visszamaradt, a bőr- és kéregszövet viszont erősen megnövekedett. Komoly erőfeszítéseket tettek különböző növesztő és növekedést gátló szerek szöveti és szövetkémiai hatásának a tisztázására. E célból mesterséges szövettenyészeteket létesítettek üvegben, és a különböző hatóanyagokat – laboratóriumilag állandósított hőmérséklet, nedvesség, fény stb. mellett – adták az egyes tenyészetekhez, hogy azok hatását a legkifogástalanabbul megfigyelhessék. Figyelemre méltó eredmények születtek kinetin, auxinok,vitaminok stb. lignin-, ill. cellulózképző vagy gátló hatásával kapcsolatban, s ezek a továbbiakban az ipar, a mezőgazdaság terén lesznek hasznosíthatók, ha majd a kísérleteket a termesztésben is kidolgozzák.

A NÖVÉNYSZÖVETTAN ÉS EGYES IPARÁGAK

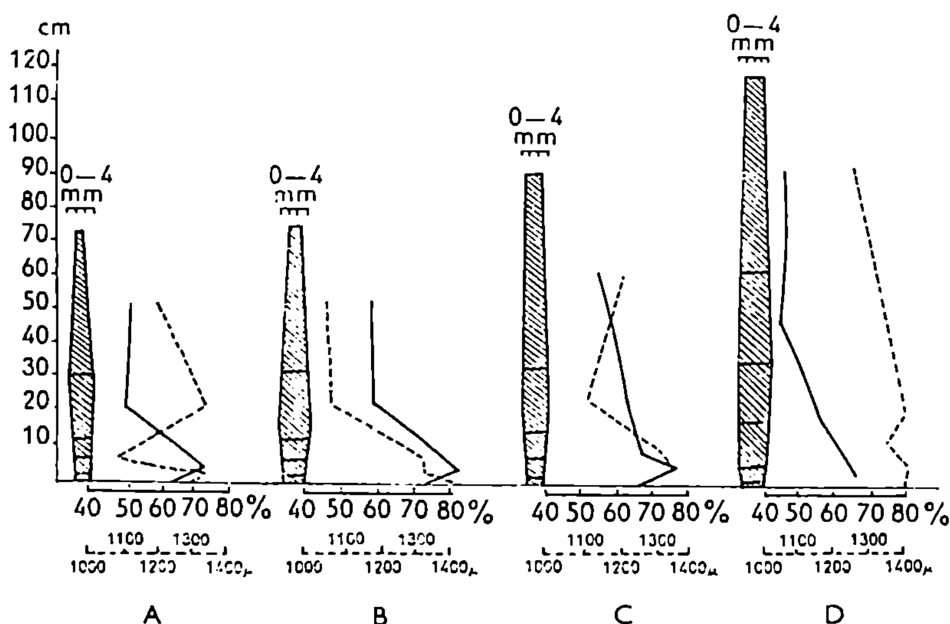
Sokoldalú a növényszövettan alkalmazási lehetősége az ipar és a növénytermesztés területén. Az előzőkben a dendrokronológiával, dendroklimatológiával, ökológiai, élettani és kísérleti növényszövettannal kapcsolatban több ipari és növénytermesztési vonatkozásról beszámoltunk. Gyakran ugyanazon szövettani problémának egyszerre van tudományos, termesztési és ipari jelentősége. Ilyen pl. a *rosthosszúság változásának a kérdése.* A papíripar ugyanis rostnövényeket használ fel, s a gyártott papír több minőségi mutatója (pl. szakítószilárdság) a rost hosszúságától függ. Másrészt viszont a termelékenység fokozása megköveteli, hogy olcsóbb, de ugyanolyan minőségű nyersanyagot használjanak fel.

A papírgyártás egyik fő nyersanyagát alkotják a különböző nyárfafajok. Évgyűrűmérések és más módszerek segítségével kimutatták, hogy a nyárfák az első 5–10 év alatt hoz-

zák a legszélesebb évgyűrűket, azonkívül magassági növekedésük is ekkor a leggyorsabb, tehát a fahozam is ebben az időszakban a legnagyobb. Kézenkfevőnek látszott tehát, hogy több nyersanyag előállítása céljából olyan nyárosokat kell telepíteni, amelyeket 5–10 éven belül kitermelnek, annál is inkább, mert az ekkor még viszonylag kis térigényű nyárfákat sűrűbben is lehet ültetni. A részletes kvantitatív szövettani vizsgálatok azt a megállapítást eredményezték, hogy a rosttérfogat az első években viszonylag nagy, s azután fokozatosan csökken. A rosthosszúság azonban az idő, ill. az évgyűrűk sorának függvényében vagy egy ún. *Sanio*-féle görbét mutat, amelynek felszálló ága alacsony értékről indulva az első 5–10. évre esik, s ettől kezdve állandó; vagy pedig lassan emelkedik; esetleg parabolikusan változik, ami az előzőhöz hasonló (238. ábra). Ebből pedig az következik, hogy jó minőségű papír számára 5–10 éves fatörzseket nem szabad felhasználni,



238/a. ábra. Három hazai nyárfafaj rosthosszúsági görbéje az évgyűrűk sorozatában (*Sanio*-görbe) (*Sárkány, Stieber – Filló*, 1957): – – – fekete, —— fehér, ... rezgő nyárfa



***238/b. ábra.* A búza rosthosszúságának és a rost sejtfalvastagságának a változása a szárban – különböző trágyázási módokra; valamennyi példában a legnagyobb értékek a szár alsó harmadában fordulnak elő (*Stieber – Pál*, 1959)**

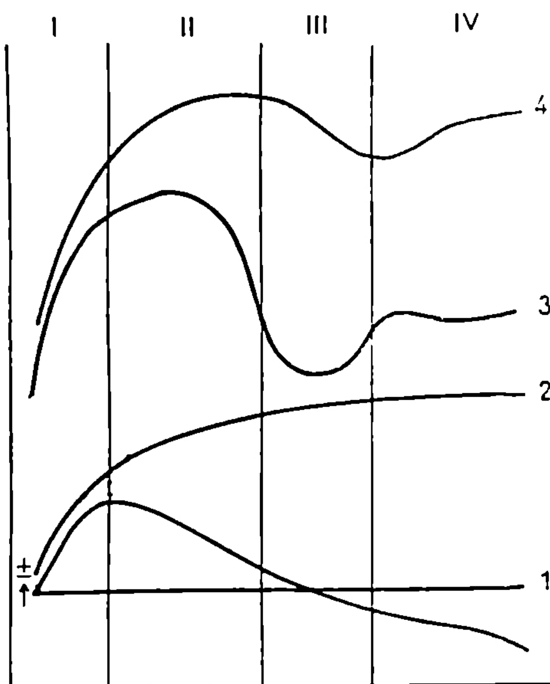
hanem csak annál legalább kétszer idősebbeket; az utóbbiak viszont nemcsak kevesebb faanyagot, hanem kevesebb rostot is szolgáltatnak. Ezért az évgyűrű-, fahozam- és egyéb szövettani vizsgálatok alapján kell a fák helyes kivágási időpontját, s egyúttal a helyes erdőtelepítési módot is meghatározni. Ez esetben tehát a szövettan mind a növénytermesztésnek, mind az iparnak konkrét segítséget nyújtott.

A hazai *papírgyártás* speciális problémája a kellő mennyiségű nyersanyag biztosítása. Tudniillik Magyarország fában Európa egyik legszegényebb országa. Emiatt újabban a fa helyett a gabonaszalma nyersanyagként való felhasználására törekednek, s e célból ún. szalmacellulóz-gyárakat létesítettek. Egyáltalán nem közömbös, hogy milyen minőségű szalmacellulóz várható a különböző termőhelyekről, gabonafajtákból és termesztési módokból. Ebben szintén fontos szerep jut a növényszövettannak. Fentebb már szóltunk arról, hogy kísérletileg megállapították: a káliumos műtrágyázás növeli a rostok sejtfalvastagságát. Az is tisztázódott, hogy a nitrogénes trágyázás a rosthosszúságot megnöveli, ugyanakkor a sejtfal vastagságát csökkenti. Ezenkívül részletes kvantitatív szövettani elemzéssel kimutatták, hogy a gabonaszalmában mind a rosthosszúság, mind pedig a rostok sejtfalvastagsága felülről lefelé fokozatosan növekszik, azután ismét csökken, s legnagyobb értékeit a szár alsó harmadában vagy még mélyebben, csaknem a tőnél éri el (238. ábra). Mindebből az következik, hogy a szalmacellulóz minőségét fokozhatjuk, ha a termesztéskor elegendő káliműtrágyázást biztosítunk, s emellett megfelelő mennyiségű nitrogéntrágyát, ami egyúttal a szemtermést is növeli. Azonkívül az a fontos következtetés is leszűrhető, hogy minél rövidebb tarló marad aratás után, annál több, de egyúttal annál jobb minőségű szalmacellulózt állíthatunk elő. Törekedni kell tehát az alacsonytarlós aratásra.

Hasonló segítséget nyújt a szövettan a textiliparnak, amelyről röviden már megemlékeztünk a kísérleti kendervizsgálatok során; azonkívül a nádfeldolgozó iparnak, újabban pedig a *rostlemez-gyártás*nak. Az utóbbi egyik legújabb és egyre nagyobb volumenű iparágunk, ugyanis a rostlemez felhasználási területe folyton növekszik (bútorgyártás, épületburkolás, vasúti kocsik burkolása stb.). A rostlemezt úgy állítják elő, hogy őrlőgépeken a fát rostjaira bontják, s ezt műgyantákkal és más ragasztóanyagokkal lemezzé préselik. Erre elsősorban a faiparból maradt hulladékfát használják, de a nyersanyag-igény itt is fokozottan jelentkezik. A növényszövettan ezért olyan fafajokat kutat fel, amelyek más célra értéktelen területeken is jól és gyorsan nőnek, amelyeknek fája faipari szempontból egyébként értéktelen, de amelyek megfelelő rosthosszúsággal rendelkeznek.

A faiparnak, ill. a faipar többi ágának is sok olyan problémája van, amelynek megoldásában a szövettannak fontos feladatai vannak. Hazánkban például nagy jelentőségű a *cserfa-kérdés*. Lombos erdeinknek csaknem 20%-át ugyanis a cserfa alkotja, amely a keményfák közé tartozik, és jó fizikai tulajdonságokkal rendelkezik, de súlyos hibája, hogy viszonylag rövid időn belül sűrűn repedezik. A kvantitatív szövettani kutatás a sejtek, szövetek alakjának, elrendeződésének, egymáshoz való viszonyának, s e tényezők változásának a módszeres mérésével, és az összefüggések matematikai kiszámításával arra a következtetésre jutott, hogy a fa törzsének fejlődésekor, sok éven keresztül a kambium működése és a szövetek állandósulásának a folyamata olyan – aperiodikusan, de törvényszerűen változó – egyenetlenségeket mutat, amelyek következtében a fatestben a különböző szöveti húzó-, nyomó- és nyírófeszültségek támadnak. A feszültségek típusa és elrendeződése szerint a fatörzsben több henger alakú zónát lehet megkülönböztetni (239. ábra). A kvantitatív szövettan a cser repedékenységének kérdését ugyan nem oldotta meg, de rámutatott annak szövettani tényezőire, sőt e tényezőket számszerűen fejezte ki, előtérbe hozva ezzel annak lehetőségét, hogy e problémát a kísérleti és élettani szövettan a növénytermesztéstannal karöltve csökkentse vagy megoldja.

A *fatelítő iparban* komoly gondot okoz az, hogy egyes fenyőfélék (pl. luc, vörösfenyő,



239. ábra. A cserfa néhány szövettani tulajdonságának változása a négy szilárdsági zónában: 1. excentricitási index; 2. edénytérfogat; 3. évgyűrűszélesség; 4. edényátmérő (*Stieber*, 1965)

jegenyefenyő, douglasfenyő stb.) bizonyos esetekben nem telíthetők, még a legnagyobb nyomással sem. (A fatelítés a fának védőanyagokkal való átitatása, amelyre vasúti talpfák, villanypóznák és általában minden fából készült szabad építészeti szerkezet gyártásához van szükség.) Szövettani és sejttani kutatásokkal állapították meg azt, hogy ennek oka a fenyőfélék fájának fő tömegét alkotó tracheida-sejtek vermes vastagodásában keresendő. A fa kiszáradásakor a sejtekből a távozó folyadék felületi feszültsége a vermes gödörkék tóruszát az egyik veremnyíláshoz rántja, amely ott megtapad, és többé el nem mozdíthatóan lezárja az utat minden folyadék behatolása elől. Részletes vizsgálatokkal megállapították a vermek méreteit, fizikai sajátságait, és a továbbiakban kiszámították, hogy a tórusz eredeti helyzetéből való kimozdításához szükséges felületi feszültségnek 32 dyn/cm-nél nagyobbnak kell lennie. Tekintettel arra, hogy a víznek 75 dyn/cm a felületi feszültsége, a tóruszt képes kimozdítani. Ezért a kutatók alkoholos vagy acetonos előzetes áztatást ajánlottak (felületi feszültség kb. 23 dyn/cm), ill. olcsó nedvesítőszer hozzáadásával 14 órás vizes áztatást, amely után nyitva maradnak a vermek még kiszáradáskor is. Így a kérdés sejttani és szövettani tisztázása útján igen fontos ipari problémát sikerült megoldani.

Hasonló szövettani analíziseket végeztek nagyon sok iparilag fontos fafajon, és sok vizsgálat irányult arra, hogy a fa fizikai, technológiai sajátságait a szöveti szerkezettel hozzák összefüggésbe. Többek között megállapították, hogy lucfenyő húzási szilárdsága annál nagyobb, minél rendezetlenebbek a tracheida-sejtek, továbbá, hogy a tölgy és kőris sugaras tangenciális nyomószilárdsága és fajsúlya annál kisebb, minél keskenyebbek az évgyűrűi (ez az ún. *Mohl-féle szabállyal* van összefüggésben). Magyarországon nyár, tölgy, bükk, kőris és fenyő fajokon történtek ilyen vizsgálatok, azonkívül a fa fajsúlya mikroszkópos változásainak a kiszámítására dolgoztak ki módszert.

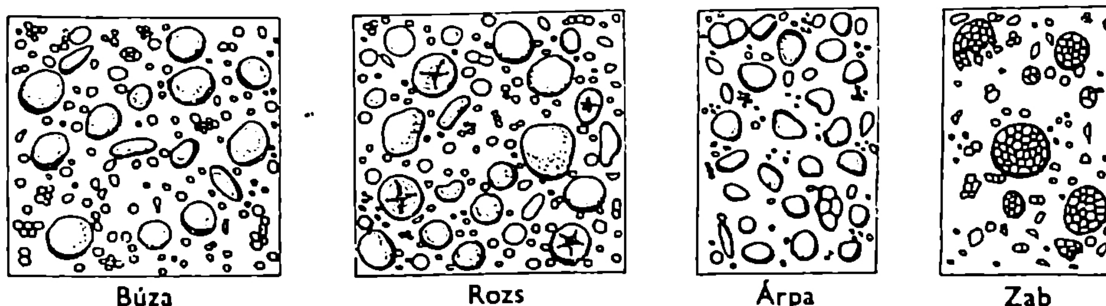
A *gyógyszeripar*, amely az újabb időkben ismét egyre több és újabb gyógynövényt használ fel nyersanyagul, szintén állandóan igényli a növényszövettan segítségét. Így állapították meg például azt, hogy a fontos gyógyszeripari alapanyagként szolgáló *Valeriáná*-nak egyes gyökértípusaiban jóval kevesebb a hatóanyag, mint másokban, s ezt a hibát esetleg megfelelő válogatással vagy termesztési eljárással csökkenteni lehet. Szövettani okokból más raktározási és feldolgozási feltételek érvényesek az ajakosok, mások az ernyősök családjába tartozó növényekre. Ugyanígy az élelmiszeriparban (sör-, malátagyártás, növényolajipar stb.) is előfordulnak növényszövettani problémák. Felsorolni is sok lenne mindazokat az iparágakat, amelyek összefüggésbe kerülnek a növényszövettannal, sokszor még akkor is, ha a termék, amelyet előállítanak, nem növényi eredetű (pl. a bőripar). A gyakorlati élet számos más területén (gyógyászat, képzőművészet stb.) érdekeltek a növényszövettani vizsgálatok.

NÖVÉNYSZÖVETTANI VIZSGÁLATOK A KERESKEDELEMBEN

Jelentős szerepet játszik a szövettan a kereskedelemben, különösen ott, ahol növényi árukról van szó. Az élelmiszer- és fűszerkereskedelemben az áruk megfelelő minőségének a biztosítása végett hivatalos szabványok vannak, s a cikkeknek meg kell felelni a szabványban foglalt követelményeknek. Ezek között növényszövettani követelmények is szerepelnek. Így például pontosan meg van határozva az, hogy mennyi és milyen méretű termésfal-, maghéj-, liszttest-, és embriótöredék fordulhat elő a főző-, a sütőlisztben, a finom és a darás lisztben (régebben ezeket 0-tól 15-ig terjedő sorszámmal jelölték), a darában, korpás lisztben, korpában stb. A liszt többek között a búzaszem őrlése folytán készül. Henger- és szitasorokon állítják elő a különböző minőségű liszteket, amelyekbe a búzaszem zónásan elhelyezkedő szöveteiből más-más mennyiség kerül be. Hasonló jellegű szövettani mennyiségi tulajdonságok érvényesek pl. a kávéra, pótkávéra, paprikára, szegfűszegre, borsra, szerecsendióra, szegfűborsra stb. is.

A szövettan az egyik legalkalmasabb eszköz a termékek felismerésére, sőt az esetleges tévedések, cserék vagy hamisítások megállapítására és leleplezésére is. Az ilyen jellegű vizsgálatok az ún. *diagnosztikai szövettan* tárgykörébe tartoznak. Ez a tudományág a növények szöveteinek faji azonosításával foglalkozik, és szoros kapcsolatban van az előbbiekben már tárgyalt rendszertani anatómiával, sőt a már említett paleohisztológia nagy részben, és a faszén-anatómia csaknem kizárólag a diagnosztikai szövettanon alapszik. A rendszertani és diagnosztikai szövettant azonban egymástól élesen elkülöníteni sokszor nem lehet. A kereskedelemben viszont elsősorban a diagnosztikai szövettan eredményeit alkalmazzák.

Magyarországon az egyik legelterjedtebb – és ezért a legtöbbször hamisított – fűszer az őrölt paprika. Leggyakrabban az étkezési paprika őrleményével hamisítják az édes vagy csípős fűszerpaprikát. Sokat vitatott kérdés a megnyugtató minősítés és a hamisítás biztos felismerése. Az utóbbi években ezen a téren is nagyon jól használható szövettani eredmények születtek. A kollenchimásan vastagodott sejtsorok száma és a vastagodás mértéke alapján ugyanis a paprikaőrlemény származása kétséget kizáróan eldönthető. Az epidermisz alatt a vastagodott falú sejtek az igazi fűszerpaprikákban 7–10, az étkezési paprikákban 2–4 sorban helyezkednek el, az ugyancsak felhasznált Kárász-tájfajtában pedig 5–6 sorban. Ugyanígy meg lehet különböztetni, a búza-, rozs-, árpa-, zab-, és kukoricaliszteket egymástól, és meg lehet állapítani, hogy tiszta vagy kevert lisztről van-e szó (240. ábra). Ugyanis míg a búzalisztben a termésfal-részeken levő szőrök üregе el-



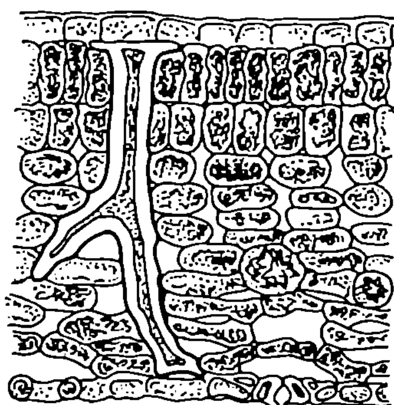
240. ábra. A búza-, rozs-, árpa-, zab- és kukoricaliszt keményítőjének mikroszkópi képe (*Gassner* [1955] nyomán)

enyészően kicsi, addig a rozsban ezek tág üregűek, az árpalisztben epidermisz-részletek találhatók sztómával, a zablisztben jellegzetes összetett keményítőszemek és így tovább.

Nálunk igen elterjedt növényi élvezeti anyagok a kávé és a tea. Ezek között is könnyen előfordulhatnak olyan jellegű hamisítások, amelyek során idegen anyagok hozzákeverésével hígítják fel a kereskedelmi terméket. Így többek közt gyakori a kávéőrleménynek a kávé termésfalának beleőrlésével történő értékcsökkentése, amit mikroszkópban a gázcserenyílásokat tartalmazó epidermisz-részletekről ismerhetünk fel. A teába más leveleket keverhetnek (vagy véletlenül belekeverednek), amit a tealevelekre annyira jellemző elágazó kősejtek (241. ábra) hiányáról ismerünk fel stb. Olyan eset is előfordult már, hogy a kötelező mikroszkópi vizsgálat mérgező növényi terméket talált, amely véletlen csere folytán került az ártalmatlan élvezeti cikk helyébe, s ezáltal sok ember esetleges halálát előzték meg.

Az élelmiszereken kívül jelentős a gyógyászatban felhasznált növényi drogok szövettani ismerete is. A nagyon elterjedt levéldrogokat a levél jellegzetes szöveti szerkezete alapján tudjuk megkülönböztetni, amikor is az epidermisz és az asszimiláló szövetek kialakulása, aránya, a levél szállítószöveteinek elrendeződése („levélér-szigetek" alakja stb.), különleges tartósejtek (kristály-, váladéktartósejtek) előfordulása igen jellemző. Itt is, miként az élelmiszerek és fűszerek esetében a mérgező vagy más hatóanyagot tartalmazó növényi termékkel való véletlen csere vagy hamisítás egészségkárosító, esetleg halálos lehet, azért a többi közt a növényszövettani ellenőrző vizsgálat különösen fontos.

Nagy jelentőségű a diagnosztikai szövettan alkalmazása a faárukereskedelemben (ez az ún. *diagnosztikai xilotómia*). Különösen a nemzetközi fakereskedelemben van bő alkalom véletlen cserére vagy hamisításra, annál is inkább, mert a használatos kereskedelmi elnevezések legtöbbször nem azonosak a tudományos, botanikai elnevezésekkel, sokszor pedig azonos kereskedelmi név több fafajra is vonatkozhat. Hazánkban pl. manapság is nagy keresletnek örvend az egzotikus fák közül a mahagóni, amelyet szép, piros színárnyalatú anyaga miatt előszeretettel használnak műbútorgyártásra, faintarziák, díszes falburkolatok stb. készítésére, bizonyos fizikai tulajdonságai miatt pedig sporthajók készítésére (pl. a Balatonon is elterjedt „o-jolle"-típusú versenyvitorlást előírás szerint mahagóniból kell készíteni). Kevesen tudják azonban, hogy a kereskedelmi „mahagóni" név legalább 80 egzotikus fafajra vonatkozik! Közülük az igazi mahagóni a közép-amerikai *Swietenia* fajok fájából származik, ezenkívül egy sereg rosszabb minőségű mahagóniféleség afrikai és más trópusi fafajokból kerül ki. Éppúgy a sílécek és más rugalmas faalkatrészek gyártására alkalmas „hikori"-t is több, különböző minőségű fafaj szolgáltatja. Ugyanez érvényes az ébenfa, „diófa", „rózsafa", „citromfa" néven ismert kereskedelmi árukra is. A diagnosztikai xilotómiai vizsgálat a legtöbb esetben kétséget kizáróan eldönti, hogy a kérdéses faminta az „igazi" mahagóniból, ébenből, hikkoriból stb. származik-e vagy nem, s ezzel a faminta értékét és használhatóságát is meghatározza; pl. az értékes tölgyet a rossz minőségű, értéktelen cserfával (ennek rossz tulajdonságaira már rámutattunk) össze lehet cserélni, mert mindkettőre a néha megtévesztő „keményfa" kifejezést használják. Mikroszkópos, szövettani vizsgálattal azonban könnyűszerrel meg lehet különböztetni a kettőt, mert a tölgy késői pásztájának tracheái vékonyfalúak és keresztmetszetük szögletes, míg a cserben ugyanezek vastagfalúak és keresztmetszetben kör alakúak (78. kép).

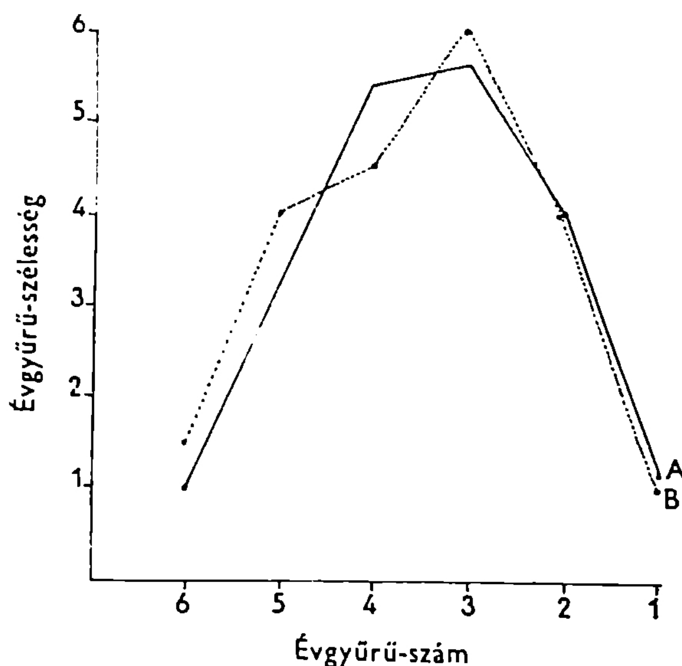


241. ábra. Tealevél keresztmetszete, a jellegzetes elágazó kősejttel (*Gassner*, 1955)

A NÖVÉNYALAKTAN ÉRDEKES VIZSGÁLATAI A BŰNÜLDÖZÉSBEN

Nem feledkezhetünk el a növényszövettannak bűnügyek felderítésében játszott fontos szerepéről sem. A bűnügyek tárgyi anyagában ugyanis nemegyszer előfordulnak növényi vagy növényi eredetű anyagok vagy anyagrészecskék, amelyeknek a bizonyító eljárásban nagy jelentősége lehet. Előfordult pl. nem egy lopási eset, amikor a tettes ruháján, használati tárgyán vagy zsebében levő, gyakran 1 mm-nél is kisebb növényi szövetdarabka (fa-szilánk, maghéjdarabka) kétséget kizáróan bizonyította, hogy meghatározott terményraktárban járt; néha a táskájában levő néhány növényi alomdarabka szöveti szerkezete kétségtelenül kimutatta, hogy melyik tyúkólból követte el a lopást. Egy rablógyilkosság nyomozásakor a gyanúsított tagadta, hogy az áldozat kertjében egyáltalán megfordult. Erre a nála talált husángvég, az áldozat mellett talált husáng, és az egyik kerti bokor azonosítására került sor. Először is a diagnosztikai faanatómia segítségével megállapították, hogy a három fadarab azonos fafajból származik, ezt követőleg pedig a dendrokronológia módszereivel biztosan meg lehetett állapítani, hogy a három darab azonos (242. ábra), tehát a két husángdarabot a kérdéses bokorról vágták le.

Sokan emlékeznek még a harmincas évek egyik nagy bűnügyi szenzációjára, az óceán első átrepülője, az amerikai Lindbergh gyermekének elrablására. Azt azonban kevesen tudják, hogy a tettes kézrekerítésében a szövettannak milyen döntő szerepe volt. Amikor is a nyomozás zsákutcába került, jelentkezett egy amerikai faipari anatómus szakember. Megtalálták ugyanis annak a létrának letört darabját, amelyen a rabló a gyermeket az ablakon keresztül elvitte. Először ez esetben is a fafajt állapították meg mikroszkópi vizsgálattal. Ezután a fadarab megmunkálási felületének jellegzetes mikroszkópi sajátságai alapján nemcsak azt állapították meg, hogy milyen típusú famegmunkáló gépen készült a létradarab, hanem a marófej egyik hibás fogának a nyoma alapján megkeresték azt a géppéldányt (és faárugyárat), ahol a fadarab készült. E két fontos adat birtokában tudták – itt most nem részletezett – további nyomozással a tettes lakókörzetét behatárolni, és végül is a rablót elfogni. Természetesen ezek is csak példák a számtalan eset közül.



242. ábra. Levágott husáng (A) és csonkjának (B) évgyűrű-görbe összehasonlítása mint a bűnügyi bizonyítás egyik eszköze (Eredeti — *Stieber*)

A NÖVÉNYSEJTTAN ÉS A GYAKORLAT

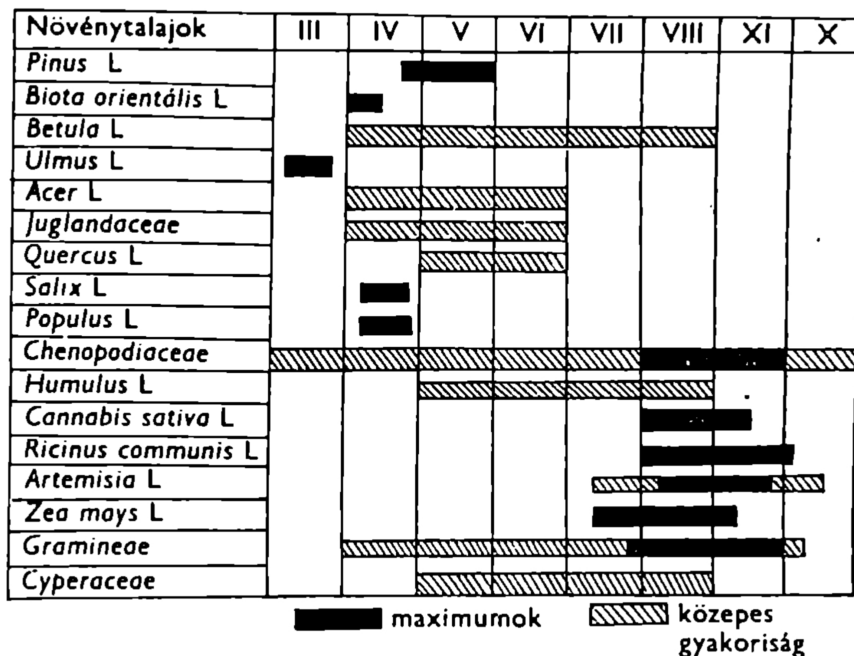
Az eddigiekben a növényalaktan és szövettan gyakorlati alkalmazási területeit tekintettük át. Nem kisebb jelentőségűek a növénysejttani kutatások sem a gyakorlati munkában.

A növénysejttan alkalmazásáról részben már a fentiekben is beszámoltunk, pl. a rostvizsgálatok ismertetésénél (rostméretek változása, vermes gödörke záródása stb.). A sejttani vizsgálatok ugyanis nagyon sokszor nem választhatók el élesen a szövettaniaktól. Sok esetben azonban tiszta sejttani vizsgálatokról van szó. Csak röviden megemlítjük, hogy a *rokonságkutatásban* a sejttannak különleges szerepe van. A növényfajoknak ugyanis a kromoszóma-száma, valamint a kromoszómák alaki és egyéb tulajdonságai állandók. Ezért a rokonsági körök megállapításához, fajok jellemzéséhez, azonosításához a kromoszóma-szám és a kromoszómák jellegzetességeinek a megállapítása szinte elengedhetetlen. Nagy jelentőségű a kromoszóma-garnitúra pontos ismerete a növénynemesítésben. Az általában jobb vagy több termést adó ún. poliploid növények (kromoszómájuk száma a normálisnak többszöröse, s amelyeket vegyszeres kezeléssel vagy más módon állítanak elő, vagy a természetben maguktól is létrejönnek) poliploidiájának és a poliploidia fokának megállapítása szintén a kromoszómák megszámolásával történik. A keresztezéses növénynemesítés is többek között a kromoszóma-számok alapján dolgozik.

A modern műszerek rohamos fejlődése a sejttani kutatásban is jelentős új eredményekre vezetett. Elsősorban az elektronmikroszkóp, de általában a szubmikroszkópos módszerek nagymértékben lendítették előre e tudományágat. Az elektronmikroszkópos sejttani kutatásoknak sok esetben gyakorlati jelentőségük lehet. Ezek segítségével sikerült többek közt az egészségügyileg és mezőgazdaságilag oly fontos *vírusok mibenlétét* és *szerkezetét* tisztázni, pontosan osztályozni, ami az ellenük való védekezést és a velük való munkát nagymértékben megkönnyítette. Nagyon érdekesek és fontosak a sejtfal szerkezetére vonatkozó elektronmikroszkópos kutatások. Ezekkel ugyanis meg lehet állapítani a sejtfal fontos elemeinek, a mikrofibrillumoknak a méretét, elrendeződését, rétegződését és menynyiségét (79. kép). Mindeme sajátságok szoros összefüggésben vannak a sejt fizikai tulajdonságaival. Megállapították, hogy a hosszú rostokban (pl. rami, juta, kender) a mikrofibrillumok fő iránya csaknem párhuzamos a rost tengelyével, míg a szállítóedényekben csaknem merőleges arra. Lényeges szerepük van a mikrofibrillumoknak a rostok felszínének filcelődésében, ami papíripari szempont. Ma már statisztikai vizsgálatok vannak az egyes rosttípusok mikrofibrilláltságára és annak irányára nézve és törekvések a technikai sajátságokkal való egyeztetésre.

Érdekes gyakorlati jelentősége van a sejttani ismereteknek a *pollenanalízis* terén. A pollenszem (virágporszem) burka eredetileg egy sejtnek (a mikrospórának) a fala. Ennek kialakulása csaknem minden növényfajban más és más, ezért a pollen analízise diagnosztikai célra jól fölhasználható (80. kép). Meg lehet mondani, hogy egy mézfajtát a méhek milyen virágokból gyűjtötték. Ez egyúttal eszköz arra is, hogy a mézfajtákat (pl. akác-, hársfa-, virág- stb. mézek) felismerjék. Ezen az alapon a méz származását is (terület, ország) meg lehet állapítani, valamint a mézhamisításokat le lehet leplezni.

A pollenanalitikának jelentős egészségügyi kihatása is van. Ismeretes, hogy sok ember rendkívül érzékeny a virágpornak a levegőben való jelenlétére. (Ezt a pollenszemben levő minimális hatóanyagok okozzák, amelyek a nyálkahártyában megtapadva allergiás tüneteket idéznek elő). Ez az ún. szénanátha, amely nagyon kellemetlen és sok esetben veszélyes betegség. Nagy városokban egész éven át rendszeresen vizsgálták a levegő pollentartalmának, összetételének változásait (243. ábra), s az eredményt összevetették a szénanáthás megbetegedések számával. Így meg tudták állapítani azokat a növényfajokat, ame-



243. ábra. Néhány növényfaj pollenszemeinek gyakorisága Peking levegőjében, nyolc hónapon keresztül (a sávozott csík az előfordulást, a fekete a legnagyobb gyakoriságot jelzi) *(Csang,* 1964)

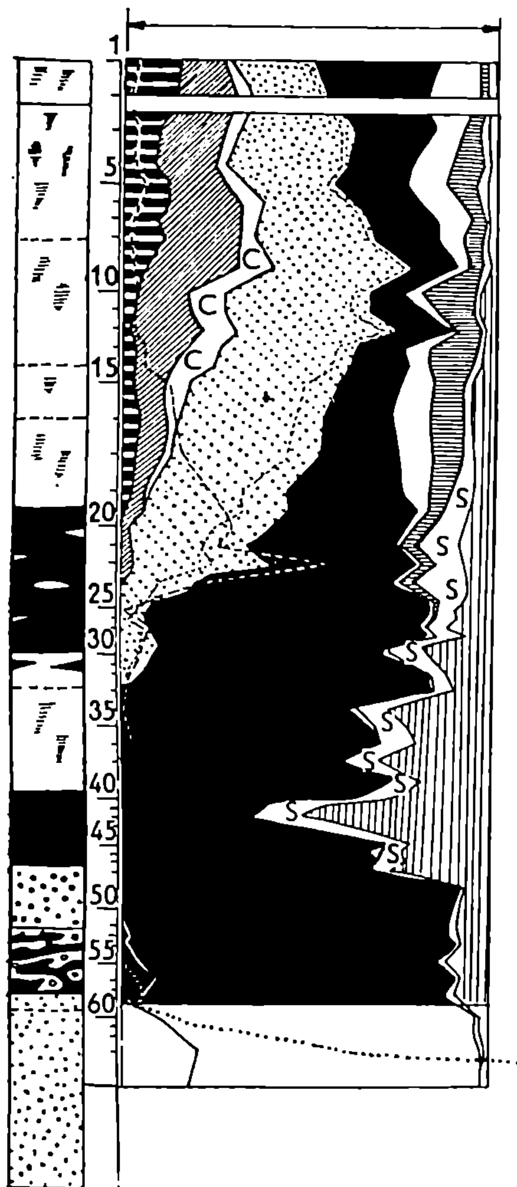
lyek leginkább ludasok e betegség előidézésében. Ez adatok birtokában eredményesen lehet küzdeni a szénanátha ellen – a nem kívánatos növényfajok háttérbe szorításával.

De a legérdekesebb eredményeket a pollenanalitika talán a rég letűnt korok vegetáció- és klímaváltozásainak pontos és folyamatos rekonstruálásával érte el. A pollenszemek sejtfalában ugyanis magas a kutin-tartalom, amely légszegény közegben sok százezer vagy millió évig sem bomlik el (81. kép). Ezért főleg ott, ahol tőzeglápok vannak, azok évről évre magukba fogadják a levegő virágporát és konzerválják őket. Így gyakran több ezer, néha több tízezer évet magukban foglaló pollenes rétegsorok keletkeznek. Ezek feltárásával és a pollentartalom faji meghatározásával, valamint statisztikai kiértékelésével régi korok növényzetének nemcsak faji összetételére, hanem a fajok mennyiségi eloszlására, s ezen túlmenően az éghajlatra, a vegetáció és éghajlat változásaira is tudunk következtetni. Ezen a módon állapították meg az európai jégkorok utáni mintegy tíz-húszezer év (az ún. későglaciális és posztglaciális időszakok) növényzeti és éghajlati változásait.

Annak ellenére, hogy hazánk pollenes rétegsorokban szegényebb a tőlünk nyugatra és északra fekvő országoknál, mégis jelentős eredmények születtek ezen a téren. Közülük kiemeljük a Balaton lerakódásaiból (244. ábra) és az Alföld régi lápjaiból rekonstruált vegetáció-sorokat, amelyek az utolsó jégkor jégmentes szakaszaiba is belenyúlnak. E vizsgálatokkal több olyan növényfaj egykori jelenlétét mutatták ki, amelyek nálunk ma már nem élnek.

Az előzőkben csak néhány kiragadott példán keresztül adtunk betekintést a növénysejttan, növényszövettan és növényalaktan gyakorlati alkalmazásának fontosabb területeibe, amely azonban messze van (és ez nem is célja ennek az ismertetésnek) a kimerítő tárgyalástól. Ezeken kívül még sok olyan alkalmazási terület és eredmény van, amelyet itt meg sem említhettünk. Az ilyen vizsgálatok és kutatások jelentőségét az is mutatja, hogy számos intézmény szövettani laboratóriumot tart fenn. Mezőgazdasági, erdészeti,

fa-, papír-, textil-, élelmiszer-, gyógyszeripari kutatóintézetek, gyárak, termelőüzemek, kereskedelmi cégek, vállalatok, állami ellenőrző és hatósági intézmények külön növényszövettani (részben sejttani és alaktani) osztályokat működtetnek, azonkívül főiskolákon és egyetemeken is működnek világszerte ilyen jellegű tanszékek vagy kollégiumok. Ezekben egyrészt elméleti alapkutatásokat folytatnak, másrészt a gyakorlati élet számtalan növényszövettani (és szervezettani) problémáival foglalkoznak, s e munka eredményeképpen a növényszövettan, növényalaktan és növénysejttan a gyakorlat mind több ágában tevékenykedik egyre hatásosabban.



244. ábra. A Balaton környékének jégkor utáni fás vegetáció-története pollen-diagramban (*Zólyomi* [1952] nyomán)

MÁSODIK RÉSZ

A NÖVÉNYEK ÉLETE

ÍRTÁK:

BÖSZÖRMÉNYI ZOLTÁN
CSEH EDIT
FRENYÓ VILMOS
PÓLYA LÁSZLÓ
POZSÁR BÉLA
SZALAI ISTVÁN

A NÖVÉNYEK ÉLETFELTÉTELEI

Az élőlények történetét az időben visszafelé pergetve a messzi múltba, bizonyára az élettelen természetbe nyúlik át a fejlődés kezdete. A növényeken különösen jól látható, hogy ma sem szakadtak el a föld élettelen anyagaitól, hanem az egész környezettel igen változatos, kölcsönös viszonyban maradtak. Ha a növényt kiemeljük természetes környezetéből, ahonnan vizet, tápláló sókat és egyéb szükséges anyagokat vehet fel, hamarosan megszűnnek életének jelei, azután elpusztul.

Ez a megszokott tapasztalat vezetett arra az egyszerű és ugyanakkor sokrétű felismerésre, hogy a növény életfeltételei a természetes környezetben rejlenek, ahol gyökereivel vizet és oldható anyagokat talál, lombozatával a légkör széndioxidjából meríthet és *mindezeket a napfény energiája segítségével élő szerves anyaggá alakíthatja.*

Századunk elején G. *Klebs* német kutató az életfeltételeket két csoportba sorolta: az *általános és a különleges életfeltételek* csoportjába. Ez a beosztás ma is helytálló, legfeljebb tartalmában kissé változott; *Paál* Árpád például csupán a vizet és a kellő hőmérsékletet tekintette általános feltételnek, amelyet semmiféle élőlény nem nélkülözhet. Tegyük hozzá harmadiknak a táplálékul felhasználható anyagokat, és akkor valóban hiánytalanul felsoroltuk a bolygónkon előforduló mindenféle élőlény megmaradásához szükséges legáltalánosabb feltételeket. Víz, hő és táplálék nélkül sem ember vagy állat, sem növény, de még a legegyszerűbb véglény sem tarthatja fenn életét és faját. Ideig-óráig lappangó élet *(anabiózis)* állapotában kitarthatnak egyes lények vagy részek (spórák, magvak), csaknem észrevehetetlenül őrizve életképességüket. *Fehér* Dániel talajbiológiai vizsgálatai során a Szahara leginkább esőtlen vidékének a talajában is talált még élő, kicsiny szervezeteket, de ez a tűrőképesség éppen az élet legjellemzőbb vonását, az aktivitást szünteti meg arra az időre, amíg hiányzik a szükséges életfeltétel. *Bahmetyjev* orosz tudós (1912) nyomán a megállított óra hasonlatával jellemzik az életnek ezt a tetszhalálra emlékeztető, lefékezett állapotát, amelyből csak bizonyos ideig van felébredés. Az órarugóban felhalmozott energia is fokozatosan csökken; a sokkal bonyolultabb élő rendszerben számos változás megy végbe, amelynek folyamán az életet hordozó protoplazma finomszerkezete durvul, romlik, anyagainak egy része végleg oxidálódik. A lappangó (latens) élet bizonyos idő múltán fokozatosan átmegy a halálba, akár vízhiány, akár nagy hideg, vagy pedig a szűkös táplálék késztette az élőlényt aktivitásának a tetszhalálig való korlátozására. Ez alól nincs kivétel, így tehát *legáltalánosabb életfeltételnek valóban a vizet, a kellő hőmérsékletet és a táplálóanyagot tekinthetjük.*

Minden más környezeti tényező többé-kevésbé már különleges életfeltételnek számít. Sem levegőre, sem fényre nincs szüksége az ún. *anaerob élőlények*nek, így számos baktérium-fajnak és más mikroorganizmusnak (cellulózbontók, vajsavas erjedést okozók, élesztőgombák nagy része stb.); az pedig köztudomású, hogy a magasabbrendűen szer-

vezett kalaposgombák sem igénylik a fényt. Szigorúan véve a levegő, a fény és a többi eddig nem említett környezeti tényező csak különleges életfeltétel. Az élet kezdetén még nem voltak jelen. *A levegőt, fényt és egyéb különlegesebb életfeltételeket igénylő szervezetek* – a zöld növények is – *a földtörténet későbbi szakaszában jelentek meg* az új és újabb viszonyokhoz alkalmazkodva.

A növényélettan oknyomozó tudomány, ezért az életfeltételek okát is kutatja. Könnyen rátalálhatunk a növény vízszükségletének okára. „A testek csak oldott állapotban hatnak" – mondták a régiek. Többek között oldószer a víz, amelynek segítségével a növény felveheti a tápláló sókat; szállítja is a szervezetben. Az anyagcsere folyamatai közegéül ugyancsak szükséges a már felvett víz, mert az anyagcserében az anyagok részecskéi csak így vándorolhatnak és találkozhatnak „partnereikkel". Mindezek mellett a víz alaktartó szerepet is visz; a fűszál, a virágszirom és minden olyan növényi rész, amelyben nincsenek fásodott szilárdítók, csak akkor ölti fel jellegzetes alakját, tartását, ha vízzel kellő mértékig telített, és a sejtek feszes *(turgeszcens)* állapotban vannak. A szabad szemmel nem látható alakzatok, így a sejtek nyálkás-kocsonyás állapotú élőanyagának (protoplazma) finomszerkezetét is a közöket kitöltő víz biztosítja. Mindent egybevetve kimondhatjuk: *a víz kapcsolja össze igen bensőségesen a legszorosabb egységbe a növényt és a talajt.*

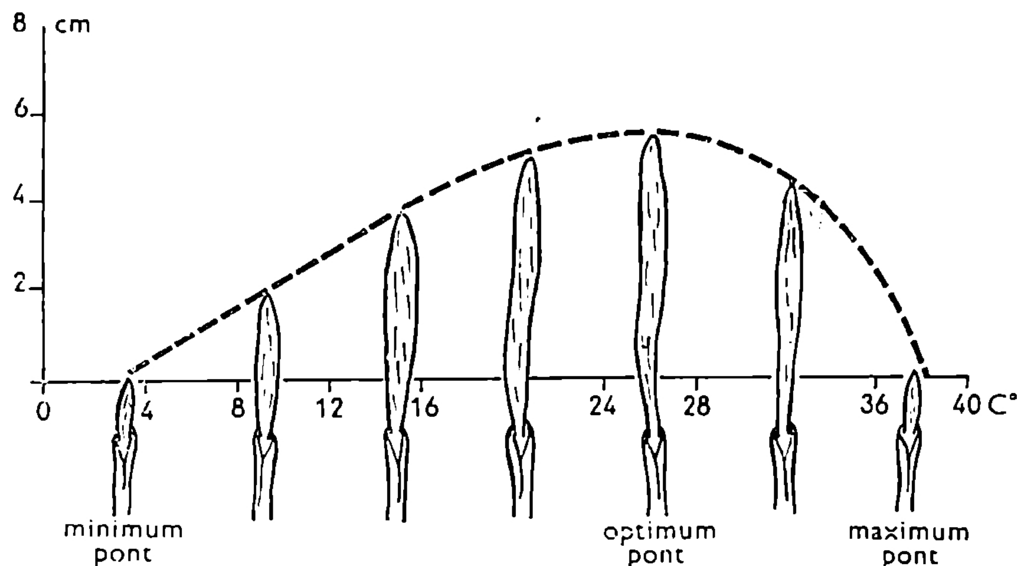
A kellő hőmérséklet alapvető szükségességét is jól értelmezhetjük. Az abszolút nulla fokon (—273 C° körül) a belső hőmozgás megszűnik; a részecskék kölcsönös találkozása sem mehet így végbe, tehát az élet jellegét adó anyagcsere lehetetlen. A víz szilárd halmazállapota is akadályozná a belső mozgást, ezért érthető, hogy általában a jég olvadáspontja fölötti hőmérséklet szükséges a növény életéhez. Viszont a gőzzéválás hőfoka megint elvi akadálya az életnek, hiszen a víznek ilyen halmazállapota nem alkalmas az ismertetett szerepekre; sőt már jóval előbb a nagy belső hőmozgás a protoplazma finomszerkezetét is tönkreteszi. Hőmérséklet tekintetében az élet tehát nagyon szűk határok közé szorul, ha a világegyetemben uralkodó viszonyokat is számításba vesszük!

A táplálóelemek nélkülözhetetlensége ugyancsak azonnal belátható. A növényi test az élettelen környezet anyagaiból épül fel. Az élő testté áthasonítandó anyagok felvétele a növény táplálkozásának kezdő szakasza. Az anyag megmaradásának törvényét szemlélhetjük a táplálkozással meginduló növekedés jelenségében. A mázsás fatörzs nem a „semmiből", hanem a környezetből táplálékul felvett szervetlen anyagokból, túlnyomórészt a levegő széndioxid-molekuláiból keletkezett.

Hasonlóképpen minden különleges életfeltétel (levegő, fény stb.) szükségességének okát a végsőkig feltárhatjuk, és a tudomány ezek nagy részét már fel is fedte, lehatolva a molekulák világáig. Itt már a növényélettan más tudományágakkal, főként a növényi biokémiával és a molekuláris biofizikával szövetségben jut mélyebbre a megismerésben.

A külső életfeltételek – az anyag és energia törvényeivel szoros kapcsolatban – sajátos matematikai viszony szerint befolyásolják az életfolyamatokat. Különösen sokat vizsgálták a hőmérséklet és a növekedés viszonyát. Például a búza növekedéséhez legalább 4 C° szükséges; 26 C° körül leggyorsabb a növekedés; 37 C° már túlontúl magas, megakasztja a növekedést. Ezt az összefüggést valamelyest a parabolához hasonlító görbe vonal ábrázolja, ha a három jellemző pont *(minimum, optimum, maximum)* közé eső pontokat is megállapítjuk. Az így kapható jellegzetes rajzokat *optimum-görbék*nek nevezik (245. ábra).

Ezek az optimum-görbék a külső életfeltételek és a belső anyagcserén alapuló életjelenségek számszerű összefüggését rajzban mutatják meg. Az ilyen megjelenítés sokkal többet árul el, mint a puszta számok. Az elhajított kő is azért ír le parabolát a levegőben, mert két erő küzdelmének pillanatonként változó eredményét adja; karunk előre dobja, a vonzóerő pedig lefelé húzza a kődarabot. Ha az optimum-görbe hasonlít a parabolához, akkor abban is kétféle hatás eredőjét kell látnunk; serkentés és gátlás mindenkori eredménye jelentkezik az egyes pontokban. A hővel kapcsolatban *Van't Hoff* Jacobus Henricus nyo-



245. ábra. A hő hatása a növekedésre

mán (1896) tudjuk, hogy 10 C°-os hőemelkedés nagy általánosságban körülbelül kétszeresére gyorsítja a kémiai és fizikokémiai folyamatokat. Ámde az anyagcserében sok ilyen folyamat szövődik egységbe; ezek bizonyos csoportja kedvező a szemmel is látható életjelenségre (pl. növekedésre), más csoportja viszont ellenkező irányzatú. Ahogy növekszik a hőmérséklet, úgy fokozódik például a sejtek légzése, de ugyanakkor a protoplazma szerkezeti részecskéinek a hőmozgása is. A légzésből energia származik a növény növekedéséhez, de mindhiába, ha közben maga az életet hordozó anyagi rendszer károsodik! Így görbül egyre meredekebben lefelé a vizsgált életfolyamat kezdetben felfelé ívelő menete aszerint, mennyire tolódik el a serkentő és a gátló részfolyamatok aránya a hőmérséklet függvényében.

Az optimum-görbék tanulmányozása tervszerűbbé teheti a növény életébe való irányító beavatkozást. Idegenföldi növények honosításakor az optimum-görbe megszerkesztésével állapíthatjuk meg, vajon kedvezők-e a nálunk uralkodó éghajlati viszonyok az életfolyamatok kellő működtetésére: megindulhat-e idejében a csírázás, elegendő gyorsasággal történik-e majd a növekedés és így tovább. Többnyire nem az optimum-pontot, hanem *a minimum-pontot kell figyelembe vennünk* a honosítás megkísérlésekor; ugyanígy a nálunk honos növények legkedvezőbb vetésidejének a megállapításakor is.

A vegyszeres gyomirtás, permetezés, vetőmag-csávázás ugyancsak okszerűen tanulmányozható az optimum-görbék segítségével. A különböző vegyszerek hatóanyagainak minőségét és töménységét úgy kell megválasztanunk, hogy az a károsítót tönkre tegye, a gazdanövényt ellenben ne károsítsa, sőt ha lehet, serkentse. Serkentés vagy gátlás ugyanis nagyrészt a vegyszer töménységétől is függ. A mennyiség növelésekor a serkentés átcsap a gátlásba és viszont. A szőlő helyes rézgálicos permetezése is ilyen hatású: öli a károsító gombát, ellenben fokozza a levél asszimiláló működését, amely a levegő széndioxidjából és a talajból felvett vízből szénhidrátokat (szőlőcukrot stb.) termel.

Ezek a kiragadott példák is elegendők annak érzékeltetésére, milyen sokoldalú a viszony a növény és környezete között. Minél jobban megismerjük az életfolyamatok részleteit és a külső hatások következményeit, annál céltudatosabban irányíthatjuk a növény termelékenységét az elméletileg lehetséges és gyakorlatilag megközelíthető szintekre.

A NÖVÉNYEK VÍZFORGALMA

A SEJT VÍZÁLLAPOTA

A sejt vízállapotát általában két, azonos értelmű, egyszerű képlettel fejezik ki:

$$S = P - T,$$

vagyis a sejt szívóereje (S), egyenlő a sejt ozmotikus értéke (P) mínusz turgor-nyomással (T). *Meyer* nyomán pedig

$$DPD = OP - TP.$$

Szavakkal kifejezve: a diffúziós nyomáshiány (DPD) egyenlő az ozmotikus nyomás (OP) mínusz turgor-nyomás (TP) értékével. A valóságot leegyszerűsítő grafikus ábrán az ozmotikus mennyiségek változását szemléltetjük a sejt vízfelvételekor (246. ábra). A határplazmolízis állapotában a diffúziós nyomáshiány (vagy a régebbi német nomenklatúrát használva: a szívóerő) egyenlő a sejt ozmotikus értékével. Ha a vízfelvétel lehetősége fennáll, akkor a sejt térfogatának növekedésével egyidőben fokozatosan növekszik a sejt turgora, csökken a szívóereje, és a térfogatnövekedés következtében bizonyos mértékben csökken a sejt ozmotikus értéke is.

Ezek előrebocsátása után áttekintjük az ozmotikus állapotjelzők (szívóerő, ozmózisnyomás, turgor-nyomás) fogalmának meghatározására és az ozmózis jelenségének a mechanizmusára vonatkozó elméleti adatokat és kísérleti bizonyítékokat.

A sejt ozmotikus állapotjelzőinek meghatározását a legnagyobb konfúzió jellemzi. Valóságos nyomozást kell folytatni az irodalomban, hogy érthetővé váljék a rengeteg félremagyarázás oka. Sokszor a vita csak elnevezés kérdésének látszik, de valójában a jelenség lényegét is érinti.

Ha zárt térben vízzel telt, nyitott edényt helyezünk el, akkor a víz párolgása folytán a tér vízgőzzel telítődik, és az adott hőmérsékletre jellemző gőznyomás – tenzió – alakul ki. Egyensúly esetén annyi vízmolekula lép a gőztérbe, mint amennyi visszajut a folyadékba. Ha a zárt térbe vizet és cukoroldatot teszünk, akkor a desztillációhoz hasonló jelenség áll elő. A vízmolekulák a kisebb gőznyomású tér felé fognak mozogni, mivel a cukormolekulák mennyiségének az arányában a vízgőz parciális nyomása* kisebb lesz az oldat fölött

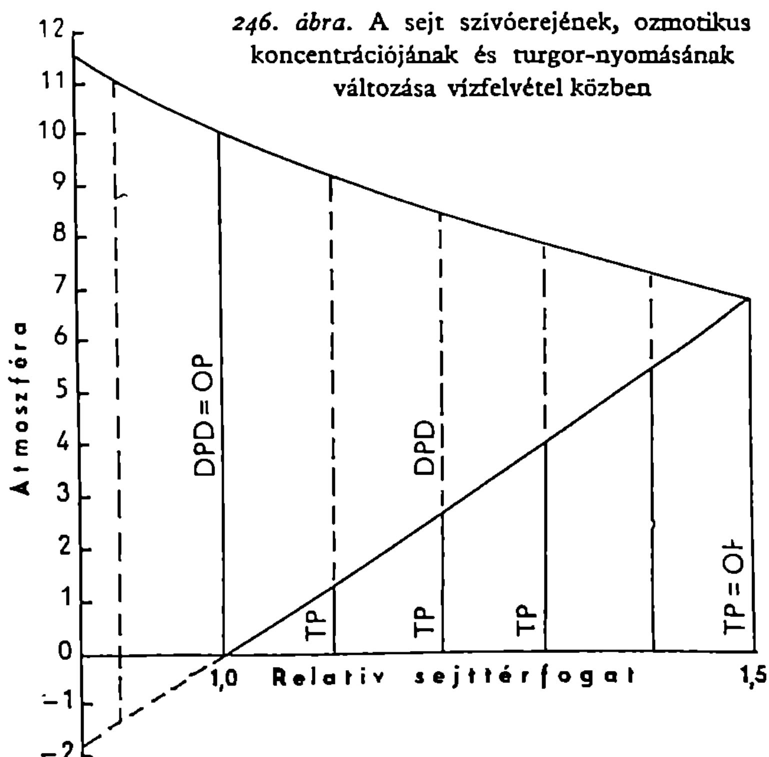
* Folyékony vagy szilárd elegyek gőze elvileg az elegyeket alkotó anyagok valamennyi összetevőjét tartalmazza. Az elegy gőznyomása az egyes összetevők nyomásából, az ún. parciális nyomásokból tevődik össze. Az elegyek telített gőzében az egyes összetevők parciális („rész”-) nyomása nem ugyanakkora, mint a kérdéses összetevő gőznyomása ugyanazon a hőmérsékleten, tiszta állapotban.

mint a víz fölött. Ha a tiszta vízet és az oldatot szemipermeábilis (féligáteresztő) hártyával választjuk el, amely csak a vízmolekulák számára áteresztő, akkor az előbbivel azonos jelenség jön létre: a vízmolekulák a tiszta víz oldaláról, ahol a víz gőznyomása nagyobb, azonos hőmérsékleten és nyomáson, időegység alatt nagyobb mennyiségben fognak átjutni a szemipermeábilis hártyán, mint az oldat oldaláról az ellenkező irányba. Az így létrejövő jelenséget nevezzük ozmózisnak.

Ebből származik *Meyer* magyarázata, aki szerint az „ozmózis az oldószer diffúziója egy differenciálisan permeábilis hártyán keresztül. Úgy tekinthetjük ezt, mint a diffúzió speciális esetét". *Meyer* vezette be a diffúziós nyomáshiány fogalmát, amely szerint, ha egy sejtet tiszta vízbe vagy hígabb oldatba helyezünk, a sejtbe víz jut be a diffúziós nyomáshiány kiegyenlítődéseként, mivel a sejt diffúziós nyomása kisebb, mint a tiszta víz diffúziós nyomása. Az ozmózist tehát mint a szemipermeábilis membránon (féligáteresztő hártyán) keresztül történő *diffúziót* határozta meg.

Ez az elmélet a maga idejében több mint fél évszázada tartó vitát zárt le az „oldott anyag" és az „oldószer" molekuláinak a falhoz való ütközése által létrehozott nyomás elképzeléseit illetően. A téves nézet *Van't Hoff* törvényének értelmezéséből adódott, amely szerint: bármely anyag ozmózis-nyomása ugyanakkora, mint amekkora volna a gáznyomása ugyanazon a hőmérsékleten, ha az oldatban rendelkezésére álló teret gáz alakban töltené ki.

Meyer világos, könnyen érthető magyarázata gyorsan hódított a fiziológusok körében, de nem oszlatta el a meghatározások meggondolatlan megfogalmazására való hajlamot. A legtöbb félreértés nem a vízmozgást kiváltó ok (szívóerő, diffúziós nyomáshiány) értelmezésében, hanem a kialakuló nyomás értelmezése körül van. Az ozmotikus nyomás, hidrosztatikus nyomás, turgor-nyomás fogalmát számos esetben felcserélik, nem téve különbséget az azonosság és az egyenlőség között, mert igaz ugyan, hogy az a nyomás, amelyet az oldatra kell kifejteni, hogy az ozmotikus egyensúly létrejöjjön – egyenlő az ozmotikus nyomással, és egy nyitott rendszerben egyenlő lehet a folyadékoszlop hidrosztatikus nyomásával, de nem lesz azonos vele. *Brønsted* szerint az oldat ozmotikus nyomása az a hidrosztatikus túlnyomás, amelyet az oldatra kell gyakorolni abból a célból, hogy az oldószer kémiai potenciálja (aktivitása), azonos hőmérsékleten, az oldatban egyenlő legyen a tiszta oldószer aktivitásával. Az irodalomban azonban ilyen és hasonló megfogalmazásokat is találunk: „egyidejűleg csökken az equivalens ozmotikus nyomás, hogy helyét az emelkedő hidrosztatikus nyomásnak adja át". „A vízbeáramlás úgy hat az oldatban, mint egy kiterjesztő nyomás, amit ozmotikus nyomásnak nevezünk." Hasonló meggondolásnak lett az a feltételezés a következménye, hogy a turgor-nyomás, ha a



246. ábra. A sejt szívóerejének, ozmotikus koncentrációjának és turgor-nyomásának változása vízfelvétel közben

sejt nincs egyensúlyban a külső oldattal, felülmúlhatja a fali nyomást. Egy másik szerző kérdése már logikusan következett ebből: ha a turgor-nyomás sohasem múlja felül a fali nyomást, akkor mitől nyúlik meg a sejt? Az idézetekből láthatjuk, hogy a szabatos megfogalmazások nem feleslegesek.

A tévedések láttán sokan éltek azzal az ajánlással, hogy az ozmózis-nyomás kifejezés helyett használjuk az ozmotikus érték, ozmotikus koncentráció, ozmotikus potenciál, ozmotikus erő kifejezéseket. Ezt azonban *Bennet-Clark* szükségtelennek tartja, és hivatkozik *Brønsted* fiziko-kémiai meghatározására, amely az ideális vagy nem ideális membrántól függetlenül határozza meg az ozmotikus nyomás fogalmát.

Valójában lehetne vitatkozni az ozmotikus nyomás fogalma kiküszöbölésének gyakorlati hasznán, azonban az utóbbi években más oldalról is alapos támadások érik a *Meyer* által bevezetett nomenklatúrát. *Ray* a diffúziós nyomás és a diffúziós nyomáshiány fogalmát támadja meg azzal érvelve, hogy ezek önmagukban ellentmondó abszurd fogalmak. Ha feltételezzük, hogy a vizet nem tartalmazó tiszta glicerint a víztől egy vízre áteresztő hártya választja el, akkor a glicerin diffúziósnyomás-hiánya mínusz végtelennel lenne egyenlő, és ezért egy végtelen erő hatna a membránon keresztül, ami a két folyadékot elválasztja egymástól.

Dainty ezt a nézetet nem fogadja el. Szerinte egy kémiai potenciál, ami a diffúziósnyomás-hiány is, logaritmikusan függ a molnyi mennyiségtől, és ezért végtelenül nagy lesz negatív irányban, ha a molnyi mennyiség nulla. Ez ismert nehézsége a fiziko-kémiának, azonban ezért még a kémiai potenciál fogalmát nem vetik el. Viszont igazat ad abban *Ray*-nek, hogy a diffúziós nyomás és a DPD terminológiája elavult, és a növényfiziológusokon kívül senki sem használja. A másik, még lényegesebb megállapítás az, ami a régi megfogalmazásban is benne foglaltatik, hogy *az ozmózis mechanizmusa a diffúzió.*

A víz permeabilitását a hidrogén izotópjaival jelölt víz (DHO és THO) felhasználásával a legkülönbözőbb módszerekkel és objektumokon mérték. A kísérleti hibák messzemenő figyelembevétele mellett is meg kellett állapítaniuk, hogy az ozmózis túl gyorsan játszódik le a membránon keresztül történő diffúzió feltételezéséhez képest. Mesterséges membránokkal határozottan bizonyították, hogy az ozmotikus vízmozgás sokkal gyorsabb, mint a diffúziós mozgás; gyorsasága a hidrosztatikus nyomáskülönbséggel egyenlő értékű. A későbbiekben látni fogjuk, hogy a koncentráció-differencia és a nyomás-differencia hatásának azonos volta kétségessé válik, ha nem sejtszinten, hanem összetett rendszerben (gyökér, egész növény) vizsgáljuk a jelenséget.

A víz diffúziós mozgásával nemcsak a tömegáramlást, hanem a víz aktív felvételét is szembeállítják. A diffúzió és az áramlás tisztán fizikai folyamatok. Az utóbbit ugyan a struktúra mélyrehatóan befolyásolja, a struktúrát pedig az anyagcsere tartja fenn, tehát az anyagcserét befolyásoló tényezők megváltoztathatják a víz mozgását is a rendszerben. Aktív felvételről csak akkor beszélhetünk, ha a kérdéses anyag – koncentráció-grádienssel szemben, ún. szállítókhoz kapcsolódva – egy számára nem áteresztő határfelületen *(barrier)* keresztül energia felhasználásával jut át. Az aktív vízfelvétel gondolata először krioszkópos módszer (fagyáspontcsökkenés mérése) bevezetésével merült fel, amely egyúttal a plazma szerepének az átértékeléséhez – és talán túlértékeléséhez – vezetett. A klasszikus szerzők a sejt ozmotikus értékét plazmolízissel határozták meg. Hallgatólagosan elfogadták azt a nézetet, hogy a vízfelvételben a mezoplazma passzív szerepet játszik. Az 1930-as években kezdődő ionfelvételi vizsgálatoknak az eredményei alapján kezdtek kételkedni a plazma passzív szerepében a vízfelvételt illetően is. Az okot erre a plazmolízises és a krioszkópos módszerrel végzett kísérleti eredmények eltérő volta szolgáltatta. A plazmolízissel kapott értékek jóval nagyobbak voltak, mint a kipréselt vakuola-nedv fagyáspontcsökkenéssel mért ozmotikus értéke. A két mérés közötti különbség semmiképpen sem indokolja az aktív vízfelvétel feltételezését, mivel a plazmolitikus és a krioszkópos módszer

önmagában is számos hibalehetőséget rejt. Az utóbbi esetben maga a mérés rendkívül pontos, azonban nehezen elképzelhető, hogy a sejtből kipréselt nedv csak a vakuola-nedvet tartalmazza változatlan formában. Plazmolízisnél pedig az ionokat tartalmazó külső oldat esetén egyáltalában nem, sőt még cukoroldatnál sem tekinthetünk el a közben lejátszódó aktív anyagfelvételtől.

Hasonlóan sok vitára adott okot a növekedésben levő szövetek vízfelvételének a kérdése is. A vizsgálati objektum főként raktározó szövetből kivágott korong és a zab-koleoptil volt. A raktározószövetből kivágott részek friss súlya aerob viszonyok között (oxigén jelenlétében) vízfelvétel következtében növekszik. Az indolecetsav, naftilecetsav a vízfelvételt és a légzést is serkentik. Anyagcseregátlók a vízfelvételt és a légzést is azonos mértékben gátolják. A levegőztetés hiánya a vízfelvételt csökkenti. A vízfelvétel és a légzés között található szoros kapcsolatot többféleképpen magyarázhatjuk. Lehetne az aktív vízfelvétel bizonyítéka, de lehet annak a következménye is, hogy aerob viszonyok között ozmotikusan aktív anyagok képződnek. A kísérletek egyértelműen igazolták, hogy a vízfelvétel következtében a sejtek ozmotikus értéke csökken. Viszont növekedés-serkentő anyagok hatására változások jöhetnek létre a sejtfalban, ez pedig a fali nyomás csökkenéséhez vezet. A sejt szívóereje pozitív maradhat ozmotikus értékének csökkenése ellenére is. A légzésgátlók, az anaerob körülmények (oxigénhiány), valamint a növekedést serkentő anyagok csak másodlagos hatásként váltják ki a vízfelvétel csökkenését, illetve növekedését. Vízfelvétel nem történik koncentráció-grádienssel szemben még akkor sem, ha a sejt ozmotikus értéke csökken, mert ilyen esetekben bizonyítható, hogy a sejtfal plasztikus vagy elasztikus megnyúlása következtében a sejt szívóereje változatlan marad vagy növekszik.

A stabil (HDO) és a sugárzó izotóppal (HTO) jelölt vízzel végzett permeabilitási vizsgálatok is az aktív vízfelvétel gondolatához vezettek. A vizsgálatokhoz többségében békabőrt használtak membránként. Az ozmotikus különbség hatására létrejött vízmozgást a nettó vízfelvétel és a HDO diffúziójának mérésével határozták meg. A nehézvíz diffúziójának értékét a tényleges vízmozgás többszörösen felülmúlta. Amint már az ozmózis jelenségének mai magyarázatánál láttuk, ez a tény nem a víz aktív felvételét, hanem azt bizonyítja, hogy a struktúrával rendelkező határfelületeken a víz áramlik.

A SEJT VÍZFELVÉTELE: A VÍZ PERMEABILITÁSA

A permeabilitás fogalmán a századfordulón még a legkülönbözőbb anyagoknak (víz, ionok, szerves anyagok) a sejtek által történő felvételét értették. Az utóbbi két évtizedben, mialatt széles körű vizsgálat indult meg az ionok, aminosavak, cukrok felvételi mechanizmusának a megismerésére, – a permeabilitás fogalma egészen leszűkült. Lényegében ma már csak néhány, a határhártyákon szabadon átjutó anyag, így pl. a *víz permeabilitásá*ról beszélünk.

A víz permeabilitását plazmometriás módszerrel, stabil vagy sugárzó izotóppal jelölt vízzel, és az ún. transzcelluláris ozmózis módszerével határozzák meg. A legtöbb kísérleti adat a plazmolizáló és deplazmolizáló sejt protoplasztja térfogat-változásának a sebességére vonatkozik. Az azonos kísérleti módszer ellenére a permeabilitási állandók dimenziói rendkívül változatosak. Kifejezték a permeáló víz mennyiségét g-ban, térfogatban ($v = cm^3$), koncentrációban ($c = Mol$); a mozgást létrehozó tényezőt pedig nyomás, nyomáscsökkenés, vagy koncentráció-esés formájában. A plazmolízis-deplazmolízis sebességének mérésekor megállapították, hogy a vízpermeabilitási állandó a deplazmolízis

során nagyobb, tehát a sejt vízfelvétele gyorsabb, mint a leadása, a plazmolízis egyébként azonos körülményei között. Azt is megfigyelték, hogy a deplazmolízis az idő előrehaladtával egyre gyorsul – vagy a vakuólum (protoplaszt) felületének a megnagyobbodása miatt, vagy pedig azért, mert az egységnyi felületen gyorsabb a víz átjutása. A permeabilitás ugrásszerűen emelkedik a deplazmolízis végén, amikor a plazma térfogatváltozása már elenyésző. Feltételezték, hogy a permeabilitást a protoplazma duzzadása befolyásolja, mivel elképzelhető, hogy a víz csak akkor diffundál szabadon, ha a szabad vagy lazán kötött víz felhalmozódik a plazmában.

Ennek teljesen ellentmond az a megfigyelés, hogy a plazmolizált és a nem plazmolizált állapotban a répa gyökérszöveteiben a permeabilitási értékek között valószínűtlenül nagy a különbség. A sejt permeabilitása turgeszcens állapotban csak 5%-a a plazmolizált sejt vízáteresztő képességének. *Myers* ebből arra a következtetésre jut, hogy a víztranszport turgeszcens állapotban – amikor a plazma a sejtfalhoz feszül – a plazma felületén azokra a helyekre korlátozódik, ahol a sejtfal gödörkéivel érintkezik. A permeabilitás növekedése annak a következménye lenne, hogy a plazma-membrán, amely előzőleg a sejtfal-micellákkal szembe préselődött, elválik a faltól, és szabad lesz a víz útja ezeken a területeken is.

Izolált protoplaszttal is végeztek vizsgálatokat abból a meggondolásból kiindulva, hogy a magasabbrendűek sejtjei többségükben aszimmetrikusak, és így nem lehet pontosan meghatározni a sejt felületét és térfogatát. Az izolált protoplaszttal végzett vizsgálatokban a deplazmolízis során – egészen a normál térfogat megközelítő értékig – a vízfelvétel sebessége fokozatosan, de viszonylag állandóan emelkedett, majd ugrásszerűen megnőtt az eredeti térfogat elérése közelében. Az észlelt jelenséget a deplazmolízis fokozódásával létrejövő membrán-megnyúlás hatásának tekintik.

A véleménykülönbségek rámutatnak néhány alapvető problémára. Vajon a vízmozgással szemben az ellenállást a határhártyák, avagy a plazma fejti ki? A plazma hidratáltsága milyen mértékben befolyásolja a vízáteresztést? Milyen szerepe lehet a sejtfalnak?

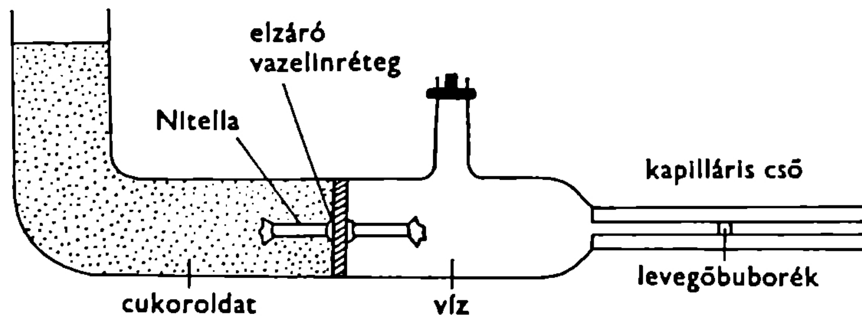
Höfler a plazmában külön a lipoid-anyagok számára és külön a víz számára átjárható „utakat" képzel el. Véleménye szerint a plazma folyamatos fehérje-lipoid komplex. A víz a plazmán nem hatolhat át anélkül, hogy ellenállásba ne ütközzék, tehát nincs súrlódásmentes útja. A plazmalemma, a mezoplazma és a tonoplaszt ellenállása összegeződik. Az egyes összetevők nagyságáról eltérők és nem megbízhatók az adatok.

Általában megegyezik a vélemény a sejtfal ellenállásának a csekély voltában, mivel eltávolítása alig hat a sejt permeabilitására. Megfigyelték, hogy ha a plazmalemma elroncsolódik, akkor a víz permeabilitása nem emelkedik hirtelen. Azt is cáfolják, hogy a tonoplaszt – lipoid-természetéből adódóan – a legnagyobb ellenállást fejtené ki, mivel a szövetek egyes sejtjeiben (vágásfelületen), ha csak a tonoplaszt maradt sértetlenül, akkor a plazmolízis gyorsabban jön létre, mint a szövet épen maradt sejtjeiben.

Másrészt az eredmények bírálata azért is nehéz, mert magát a plazmometriás módszert kellene elsősorban revízió alá venni. Jogos a kérdés, mennyiben tükrözi a normál állapotot.

Ebből a szempontból rendkívül érdekesek a transzcelluláris ozmózis jelenségének a felhasználásával végzett vízpermeabilitási vizsgálatok. Ez a módszer lehetővé teszi, hogy ozmotikus hatásra létrejött vízáramlást – a plazmolízis elkerülésével – egyazon sejten mérhessék, számos ismétlésben, reprodukálhatóan, a külső tényezők megváltoztatásával és anélkül, hogy a sejt károsodna. Hátránya talán az, hogy csak speciális algasejtek használhatók fel a mérésekhez (*Nitella flexilis*, *Chara australis* internodialis sejtjei).

Már az ozmózisos vízmozgás mechanizmusának kérdésével kapcsolatban tárgyaltuk azt, hogy a koncentráció-differencia hatására az ozmotikus rendszerben a vízmolekuláknak nem a diffúziója, hanem az áramlása jön létre. Állati objektumokon (amőbán, halak és kétéltűek petéin, vörösvértesten, a béka bőrén) összehasonlították a diffúziós permeabilitás (P_d) és az ozmotikus permeabilitás (P_{os}) értékét.



247. ábra. A transzcelluláris ozmózis mérésére szolgáló készülék

Növényi sejtekkel sokkal problematikusabb volt hasonló vizsgálatokat végezni. Ezért különösen örvendetes a transzcelluláris ozmózis módszerének a felfedezése. A módszert *Osterhout* használta először, de *Kamiya és Tazawa* (1956) hasznosították a sejt-permeabilitás modern problémáinak a felderítésére.

A néhány cm hosszú és néhány tized cm átmérőjű sejtet egy olyan rendszerben helyezik el, amely egy műanyag lemezzel két félre választható szét, s így az algasejt két oldala különböző koncentrációjú és összetételű oldatba merülhet. Az algatest mellett vazelinnal zárják el a műanyag lemezen fennmaradó rést. Így a vízáramlás csak a sejten keresztül történhet. A két oldatot gyorsan ki lehet cserélni. A vízáramlást a kapillárisban elmozduló levegőbuborékkal mérik (247. ábra).

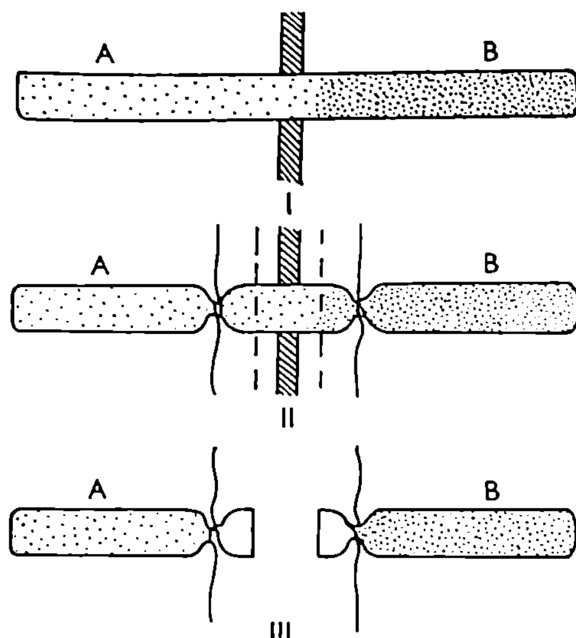
Kamiya és *Tazawa* adatai igazolták *Osterhout* megfigyeléseit. A sejtben a vízáramlás hatására létrejön az anyagok polarizációja. A plazma rotációja (lassú, körözõ áramlása) megakadályozza, hogy ez teljessé váljék, azonban olyan nagymértékű, hogy meghatározott koncentráció-viszonyok között képes egy ellentétes irányú vízáramlást létrehozni. Ez a vízáramlás azonban kevesebb vizet szállít, lassúbb, mint a polarizációt létrehozó áramlás, valószínűleg azért, mert koncentráltabb oldatot szállít. Ez az áramlás képes az egyensúlyig eljutni.

Rendkívül érdekes megfigyelésük, hogy az ozmotikus permeabilitás értéke eltérő az endozmózis és az exozmózis esetében, tehát a sejt vízfelvevő oldalán nagyobb, mint a vízleadó oldalán. Az endozmózis 2,6-szor gyorsabb, mint az exozmózis. Feltételezik, hogy amikor a víz belép a sejtbe, kisebb ellenállással találkozik, mint amikor kilép a sejtből. A legújabb kutatások néhány ellenvetést hoztak fel a sejt poláris permeabilitásának a feltételezése ellen. A poláris permeabilitás fiziológiai szempontból rendkívül lényeges kérdés. A vízmozgásról alkotott felfogásunkat meg kellene változtatnunk, ha bizonyítani tudnánk, hogy a vízmozgás irányított – különösen akkor, ha az irányítottságot maga a vízáramlás hozná létre.

A permeabilitás csökkenése az endozmózis oldalán magyarázható azzal, hogy ha a membrán fehérjéket tartalmaz és mint egy rugalmas gél viselkedik, akkor az ozmotikum víztartalmának a csökkenése csökkenti a membrán víztartalmát, ez összehúzódik, és vízre nézve kevésbé áteresztő lesz. De magyarázható lenne azzal is, amit mesterséges membránokkal igazoltak, hogy a komplex membránokon a vízáramlás polaritása növekszik, ha az áramló oldatban az anyagok koncentrációja emelkedik.

A sejttartalom polarizációjának mértékét *Kamiya és Kuroda* határozták meg. *Nitella* és *Chara* algák internodiális sejtjeit transzcelluláris ozmózissal polarizálták, azután a sejt két végét finom selyemfonallal lefűzték és elvágták (248. ábra).

A polarizáció mértéke arányos volt a külső oldatok között levő ozmotikus különbséggel. Például 0,24 molos cukoroldatban a két utódsejt ozmotikus értéke 0,18 és 0,34 mol volt,



míg 1,0 mol-os oldatban 0,09 és 0,93 mol. Részletesen tanulmányozták a két utódsejt felhasználásával az ozmoreguláció kérdését. A sejt anyagfelvétellel, ill. -leadással szabályozza az ozmotikus értékét, ha a külső oldatban ionok vannak jelen.

A sejtek desztillált vízben és páratelt térben is képesek megközelíteni eredeti ozmotikus értéküket. A magas ozmotikus koncentrációjú sejtek ozmotikus értéke gyorsan csökken, az alacsony ozmotikus koncentrációjúaké pedig emelkedik. A vakuólum-nedv összetétele tehát megváltozik. Úgy tűnik, hogy a sejtek számára a vakuólumnak az össz-ionkoncentrációja a lényeges.

248. ábra. Különböző ozmotikus koncentrációjú két utódsejt szétválasztása: I. a transzcelluláris ozmózis eredményeként az A-oldalon, ahol a sejtet víz veszi körül, kisebb az ozmotikus érték, mint a cukoroldatos B-oldalon; II. finom selyemfonállal átkötik a sejtet úgy, hogy három részre tagolják; III. majd elvágják a sejtet és két utódsejtet nyernek

A NÖVÉNYEK VÍZFELVÉTELE

A GYÖKÉRNYOMÁS SZEREPE A VÍZFELVÉTELBEN ÉS ENNEK MECHANIZMUSA

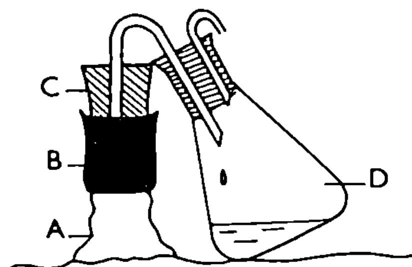
Az intakt (ép) növény vízfelvételét két tényező szabályozza: az egyik a növény vízvesztése a levelek transpirációján (párologtatásán) keresztül, a másik pedig a gyökérnyomás. Az utóbbi az intakt növények esetében guttációban,* a levágott gyökéren pedig a könnyezésben nyilvánul meg (249. ábra). Hosszú ideje folyik a vita arról, hogy mekkora jelentősége van a gyökérnyomásnak a növény vízfelvételében. Általában az intenzíven párologtató *(transpiráló)* növény vízvesztéséhez viszonyítva a gyökérnyomás segítségével szállított víz mennyiségét a transpiráció 1–2%-ának tartják. Jelentősége valószínűleg nem is annyira a víz szállításában, mint inkább a növény tápanyagellátásában van. Bár vannak adatok – pl. a paradicsomgyökér 6 atmoszférás gyökérnyomása –, amelyek arra mutatnak, hogy talán lebecsüljük a gyökérnyomás szerepét. Egyes növények dekapitálása (a hajtás levágása) utáni bőséges nedvkiválasztása is erre mutat.

* Páratelt levegőben egyes növények levelének szélén történő vízkiválasztás.

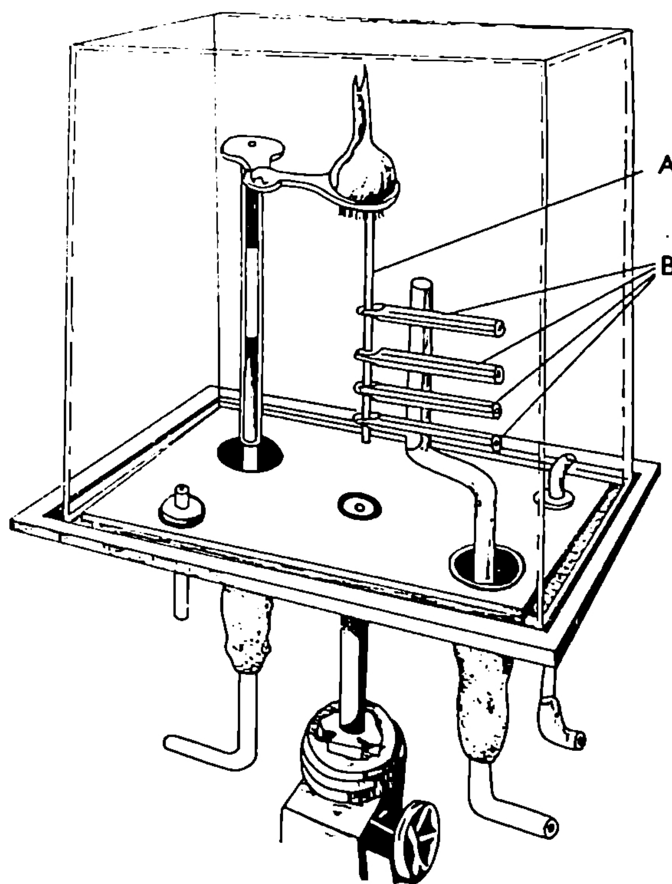
A nem transpiráló növény vízfelvétele elméleti szempontból mindig rendkívül érdekes kérdés volt. A kutatók különböző módszereket használnak a kérdés megoldására. A kísérletek egy részében a dekapitált gyökeret használják, és mérik a szárcsonkon kiválasztott víz mennyiségét. Sok esetben a hajtás szívóerejét, transpirációját a szárcsonkon alkalmazott mechanikus szívással vagy az egész gyökérre ható nyomással helyettesítik. Egyetlen gyökér szegmentjeinek a vízfelvételét *mikropotométer*ben határozzák meg. Ha a növény teljes gyökerét használják, akkor rendszerint potométer segítségével mérik a felvett víz mennyiségét. A használt berendezéseket a mellékelt ábrákon mutatjuk be (250., 251. és 252. ábrák).

A gyengén transpiráló vagy nem transpiráló növények gyökérnyomásának a hatására pozitív nyomásnak kell kialakulnia. Ennek mechanizmusával részletesen az ion-transzportról szóló fejezetben foglalkozunk, amelyben kifejtjük, hogy miért csak az élő gyökér tudja létrehozni a vízmozgásnak ezt a típusát. Ennek a ténynek az ismeretében az irodalomban gyakran „*aktív*" *abszorpció*nak nevezik a nem, vagy alig transpiráló növények vízfelvételét, szembeállítva a transpiráló növény passzív abszorpciójával. Az aktív abszorpció kifejezés nem szerencsés, mert könnyen összecserélhető azzal a fogalommal, amely szerint a gyökérszöveteknek nemcsak az ion-, hanem a szállítóedényekbe történő vízkiválasztása is az egyes sejtek anyagcseréjével szorosan összefüggő folyamat.

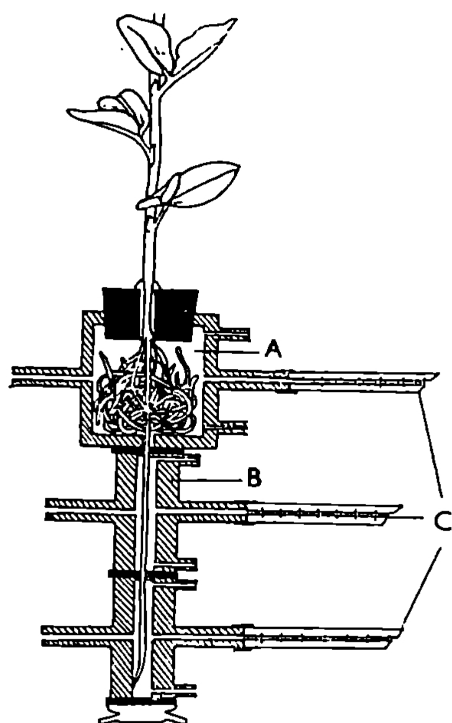
Az intakt (ép) növény és a dekapitált gyökér a vízfelvétel szempontjából egyaránt ozmométerként viselkedik. Ha a tápoldaton nevelt növények gyökerét magasabb koncentrációjú



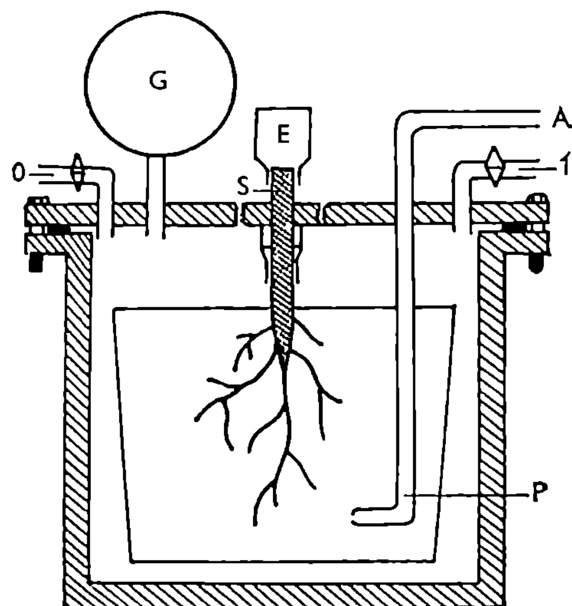
249. ábra. A könnyezési nedv összegyűjtése a hajtás levágása után (A – gyökérnyak; B – gumicső; C – gumidugó; D – gyűjtőedény)



250. ábra. Hagymagyökér vízfelvételének mérését szolgáló készülék (A növényt páratelt térbe tették; a gyökéren [A] különböző magasságban kapillárisokat helyeztek el [B], amelyekben a vízszint elmozdulása mutatta a gyökérrészek vízfelvételét)



251. Brouwer által használt mikropotométer
(A – központi edény, amelybe a gyökerek fő tömegét tették; B – a tulajdonképpeni mikropotométer, amelyben kb. 3 cm-es gyökérdarabok vízfelvételét határozták meg; C – kapillárisok a vízszint elmozdulásának megfigyelésére)



252. ábra. Weatherley készüléke, amelyben a transpirációt az egész gyökérre gyakorolt nyomással helyettesítették (S – gyökér; E – könnyezési nedvet gyűjtő edény; P – a gyökeret és a tápoldatot tartalmazó tartály; I – a nyomást biztosító gázt be- és kivezető [O] cső; A – a gyökér levegőzését és az oldat áramlását biztosító cső; G – nyomásmérő)

ozmotikumba* helyezzük, és mérjük a vízfelvétel vagy a könnyezés sebességét, akkor azt tapasztaljuk, hogy az ozmotikum hatására a vízfelvétel vagy a vágásfelületen történő kiválasztás hirtelen csökken, majd lassan újra emelkedik. Ha most a gyökeret az ozmotikumról (koncentráltabb oldatról) desztillált vízbe vagy hígabb oldatba tesszük, akkor a vízfelvétel hirtelen emelkedik, majd lassan csökken egy új egyensúlyi szint eléréséig.

Ha a külső oldat koncentrációja nagyon magas, akkor ellenkező irányú vízmozgás is megfigyelhető, ami a dekapitált növényeknél abban nyilvánul meg, hogy a vágásfelületen az előzőleg kiválasztott folyadék újra elnyelődik. A koncentráció-különbséggel létrehozott ellentétes irányú vízmozgás azt igazolja, hogy a gyökérsejtek nem tudják biztosítani a poláris (egy irányú) víztranszportot. Az intakt növényben és a dekapitált gyökérben a vízmozgás nagyságát egymásnak teljesen megfelelő képlettel fejezhetjük ki. *Szabinyin* megállapította, hogy a könnyezés sebessége az edények és a külső oldat ozmotikus koncentrációjának különbségével egyenesen arányos, vagyis: $v = k(O_x - O_k)$.* A könnyezési nedv mennyisége – hibahatáron belül – megfelel a felvett víz mennyiségének, vagyis a könnyezés sebességét a vízfelvétel nagyságával is jellemezhetnénk. A könnyezés mozgatóereje

* Főként mannitolt (hat értékű alkoholt) szoktak használni.

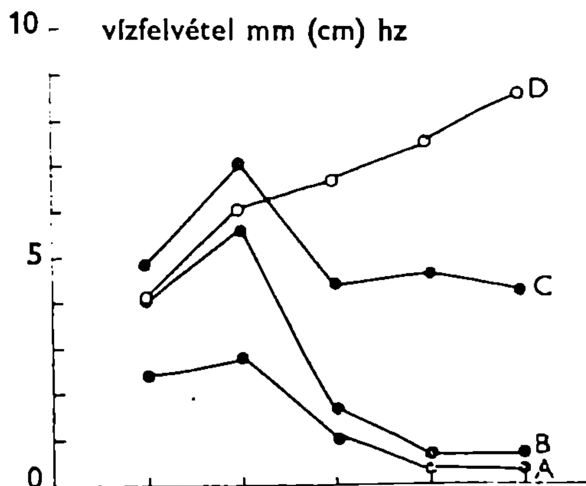
* v = a könnyezés sebessége; k = a sejtek vízmozgással szemben kifejtett ellenállása, vagyis vízvezető képessége; O_x = a vízszállító edényekben levő folyadék ozmotikus koncentrációja; O_k = a külső oldat koncentrációja.

ozmotikus természetű, és – amint *Arisz* és munkatársai, majd *Andel* igazolták – a gyökérsejtekbe, majd az edényekbe történő aktív sófelvételnek és akkumulációnak a következménye, ami magasabb ozmotikus koncentrációt hoz létre a gyökér xilém-edényeiben (vízszállító edényekben, ún. tracheákban, ill. tracheidákban).

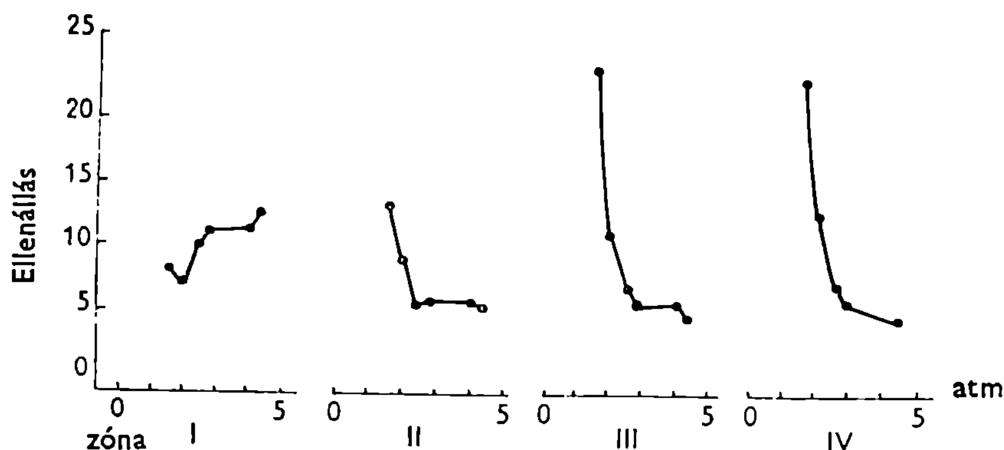
Az intakt növény vízfelvételét (*A*) *Brieger* az edények ($S_{xilém}$) és a közeg ($S_{közeg}$) között a transpiráció következtében kialakuló szívóerő-különbséggel jellemezte: $A = k(S_x - S_k)$. A levelek mezofillum-sejtjeinek a vízvesztesége megnöveli a sejtek szívóerejét, ami a vízszállító pályákból való vízfelvételhez vezet. Erős transpiráció esetén a levelek vízelvonása következtében a xilém-elemekben szívóerő (negatív nyomás) alakul ki. Ha az edényekben az így kialakult tenzió (szívóerő) a gyökér kéregsejtjeinek a szívóerejét és a talaj vagy közeg szívási tenzióját felülmúlja, akkor vízáramlás indul meg a növényen keresztül. A vízfelvételt tehát a vízvesztés határozza meg. Mindkét képletben a *k* faktor a vízvezető képességet, vagy más szóval a vízmozgással szembeni ellenállás értékét fejezi ki.

Mai ismereteink szerint nehéz olyan állapotot elképzelni a növényben, amikor a gyökérnyomás és a transpiráció egy időben fejti ki hatását – hacsak nem tételezzük fel, hogy a folyamatok lokalizálódhatnak a gyökérben. A gyökéren keresztül történő vízmozgás útja, a protoplazma ellenállása a vízmozgással szemben, napjainkig élénken vitatott kérdések. A légzésgátlók, az oxigénhiány hatása, az elölt gyökerek kisebb ellenállása a vízmozgással szemben – arra mutat, hogy a vízáramlásnak a közeg és a xilém között bizonyos területen, a plazmán keresztül kell történnie.

Néhány érdekes kísérleti eredmény rámutatott arra is, hogy a gyökér hossztengelye mentén – a csúcstól az alap felé haladva – sem az egyes gyökérzónák vízfelvétele, sem pedig a sejtek vízvezető képessége nem azonos érték. A megfigyelések szerint a gyökércsúcs alig vesz fel vizet; a következő, még gyökérszőr nélküli – megnyúlási – zóna is csak kis menynyiségű vizet vesz fel. Alacsony transpiráció mellett a vízfelvétel maximuma a gyökérszőrös zóna kezdetén van, majd az alapi rész felé ismét csökken. Ha azonban a növény intenzíven transpirál, akkor a gyökér egyes zónáinak vízfelvétele teljesen megváltozik: a vízfelvétel maximuma eltolódik a gyökér alapi része felé. A gyökér vízfelvevő zónája kisebb vízfelvételi intenzitás mellett megrövidül, az idősebb zónák felvétele erősen lecsökken. Ugyanakkor a gyökér fiatalabb részei több vizet vehetnek fel, mint előzőleg. Ez a folyamat megfordítható. Amikor az idősebb részeken erősebb a vízfelvétel, akkor a fiatalabb részek vízfelvétele csökken (253. ábra). A vízfelvétel intenzitása két okból változhat, ha *Brieger* képletét tekintjük: vagy az $S_x - S_k$ érték, tehát a xilém-edények szívási tenziója, vagy pedig a gyökérsejtek vízvezető képessége a változó érték. A kísérleti adatok azt igazolták, hogy a gyökér különböző részeiben az edényekben kialakuló szívóerő alig tér el egymástól. Természetesen erős transpiráció idején potenciál-csökkenésnek (szívóerő-csökkenésnek) kell lennie a hajtáscsúcstól a gyökércsúcs felé. Ez azonban – úgy látszik – elég kismértékű a gyökér vízfelvevő zónájában. A különböző gyökérzónákban a kéregrész ellenállása változó érték. Gyenge trans-



253. ábra. A gyökérzónák vízfelvétele különböző transpirációs intenzitás (növekvő szívóerő) esetén (A – alacsony transpirációs intenzitás mellett a csúcsi zónák vízfelvétele nagyobb; B, C – átmeneti állapot: az edények szívóereje megnőtt; D – új egyensúlyi állapot intenzív transpiráció esetén)



254. ábra. Gyökérzónák ellenállásának változása a szívóerő növekedése közben

piráció esetén a gyökér idősebb részeinek ellenállása nagyobb mértékben csökken, mint a fiatalabb részeké, így nagyobb vízmennyiséget vesznek fel, mint a fiatalabb gyökérrészek. Ha az *A* edénybe ozmotikumot helyezünk, akkor mikropotométer segítségével (251. ábra) meg lehet változtatni a xilém-edények szívóerejét a transpiráció változtatása nélkül. A gyökérzónák vízfelvételének a jellege fokozatosan változik meg, tehát az új vezetőképesség kialakulásához bizonyos idő szükséges. A 254. ábra világosan szemlélteti a gyökérzónák ellenállásának változását a szívóerő növekedése közben.

Érdekes összehasonlítanunk a dekapitált gyökér és az intakt növény vízmozgására vonatkozó képleteket, hogy vajon hasonlóságuk ellenére azonos mechanizmust fednek-e? Néhány elgondolkoztató adatot sorolhatunk fel. Megfigyelték, hogy a növény dekapitációja után gyorsan csökken annak vízvezető képessége. Teljesen azonos körülmények között az ép növény gyökerein 4,2–5,7 atm-jú, az izolált gyökéren 1,8–3,3 atm nyomású külső koncentráció ellensúlyozta a gyökér vízmozgást létrehozó erejét. Az utóbbinál magasabb külső koncentráció csökkentette a vízvezető képességet. A paradicsom könnyező gyökerében a *k* faktor azonos körülmények között kifejezett periódikus változást mutatott. A nyilvánvaló ellentmondások magyarázatára feltételezik, hogy a könnyező, ill. a transpiráló növényen különböző gyökérzónák játszanak szerepet: könnyezéskor inkább a gyökér apikális (csúcsi) része, transpiráció esetén a gyökér bazális (alapi) részei.

Ez ismét felveti azt a lehetőséget, hogy a gyökérnyomás szerepet játszik a transpiráló növényben is, esetleg elősegíti azt. Véleményem szerint azonban a különbséget megmagyarázzák azok a kísérleti tények, amelyek bizonyítják, hogy a mechanikus szívás és az ozmotikus koncentráció-különbség – még ha atmoszférában kifejezve egyenlők is – nem azonos mechanizmusú vízmozgást hoznak létre. *Mees* és *Weatherley* véleménye szerint még napjainkban is kérdéses, hogy a víz sejtről sejtre való diffúzióval jut-e át a gyökéren szívóerő-grádiens mentén, vagy a gyökér struktúrája lehetővé teszi azt, hogy a víz tömegáramlással jusson keresztül a gyökér élő sejtjein. Világos, hogy ha a gyökérben csak a diffúziós vízmozgás lehetséges, akkor a vízmozgás – az edényekben létrejött szívóerő eredetétől függetlenül – azonos sebességű lesz. Ha azonban a mechanikus nyomáskülönbség nagyobb vízmozgást eredményez, akkor a diffúzióhoz áramlás is adódik. A mérések az utóbbit igazolták. A vízáramlás sokkal inkább függ a nyomástól, mint az ozmotikus potenciál differenciától (koncentráció-különbségtől).

Kiszámították a nyomás permeabilitási koefficiensének (K_p) és a diffúziós permeabilitási koefficiensnek (K_o) az értékét. K_p megközelítőleg 25–30%-kal múlja felül a K_o értékét. Szavakkal kifejezve: a gyökérnek a vízmozgással szembeni ellenállása – mechanikus nyomás mellett – legalább 25%-kal kisebb, mint azonos nagyságú ozmotikus koncentráció-különbség mellett. A közeg koncentrációjának emelése csökkenti az ozmotikus permeabilitási koefficiens értékét.

TRANSPIRÁCIÓ

A szabad vízfelület párologtatását *evaporációnak*, a növény vízleadását *transpirációnak* nevezzük. A transpiráció abban különbözik az evaporációtól, hogy a növényben sajátos struktúrával rendelkező felületről párolog el a víz, amelyet még a sztómák aktív működése is szabályoz. Kétféle transpirációt különböztetünk meg: a kutikulán és a sztómákon keresztül történő transpirációt. A kutikuláris transpiráció a bőrszövet felületén történő vízleadást jelenti. Az elnevezés onnan származik, hogy ezeket a felületeket többnyire különböző vastagságú kutikula borítja. Ezért a kutikulán keresztül történő vízvesztés nagymértékben változik a növényfajtól függően – azonos körülmények között is. Ez persze viszonylag alacsony érték a sztómákon keresztül történő transpirációhoz viszonyítva.

A sztóma – két zárósejt, s a köztük levő nyílás, amelyen keresztül a víz a legkisebb ellenállással tud kidiffundálni. A sztómáknak a levélen való elhelyezkedése és száma nagyon változatos; a levél egész felületének – egészen nyitott állapotban is – csak 1–2%-át teszik ki. Meglepő tehát, hogy az a vízmennyiség, amely a sztómákon keresztül a levél felületéről távozik, egy ugyanakkora vízfelület párolgásának az 50%-át is elérheti. E jelenségnek régen megtalálták a magyarázatát (1900). Kimutatták, hogy a diffúzió a kis pórusokon keresztül sokkal inkább a pórusok átmérőjétől, semmint területüktől függ. Ezt az összefüggést *Sayre* adatai jól szemléltetik (lásd az idevágó 2. táblázatot).

2. táblázat

A VÍZGŐZ DIFFÚZIÓJÁNAK A VISZONYA EGY MEMBRÁN PÓRUSAINAK A TERÜLETÉHEZ ÉS KERÜLETÉHEZ

A pórusok átmérője (mm)	Vízveszteség (g)	Vízveszteség relatív mennyisége	Pórusok relatív területe	Pórusok relatív kerülete
2,64	2,655	1,00	1,00	1,00
1,60	1,583	0,59	0,37	0,61
0,95	0,928	0,35	0,13	0,36
0,81	0,762	0,29	0,09	0,31
0,56	0,482	0,18	0,05	0,21
0,35	0,364	0,14	0,01	0,13

Mivel a transpiráció valójában párologtatás egy speciális felületről, így mindazok a tényezők befolyásolják, amelyek az evaporációra is hatnak. Ezek közül kiemeljük *a levegő páratartalmát* mint meghatározó tényezőt. Ha ismerjük a víz gőznyomását teljes telítettség esetén (abszolút páratartalom) és különböző %-os relatív nedvességtartalom mellett, akkor a kettő különbségéből megkapjuk a gőznyomás-különbséget. Ha a levél és a levegő hőmérsékletét azonosnak vesszük, és teljesen nyitott sztóma esetén a levélszövet gőznyomását 100%-osnak tekintjük, akkor meghatározhatjuk a levegő relatív páratartalmának az ismeretében a gőznyomáskülönbséget. A transpiráció és az evaporáció sebessége a gőznyomás grádiens meredekségétől függ.

A növényfiziológusok állandóan visszatérő kérdése, hogy a 100 m magasságot meghaladó fák leveleiben az elpárologtatott vízet hogyan pótolja a növény? A transpiráló levél nedves falainak felületéről állandóan vízmolekulák szakadnak le, amelyek a sejtközötti járatokból a sztómanyílásokon át a levegőbe jutnak. A vízvesztést a mezofillum-sejtek térfogatcsökkenése követi, amely a sejt szívóerejét megnöveli, s a sejtek vizet vesznek fel a levélerekből. A kialakult nyomáscsökkenés tovább adódik a xilém-elemeken – egészen a gyökérsejtekig, majd a talajig. Ha a vízveszteség sebessége nagyobb, mint a vízfelvétel sebessége, akkor a víz nyomása a szállítóedényekben 1 atm alá csökken, és kialakul egy tenzió: a szívóerő.

A növényben tehát egy teljesen összefüggő vízrendszer van – a víz gőzállapotúvá változásától a talajig.

A xilém-elemekben a víznek 1 atm-val egyensúlyt tartó folyadékmagasság fölé való emelkedését a *kohéziós teóriával* magyarázzuk mind a mai napig. (Ez az elmélet *Dixon-* és *Joly*-tól származik, 1895-ből.) A víznek a vékony teljesen nedvesedő falú kapillárisban (hajszálcsőben) a molekulák összetartó, kohéziós ereje következtében – van egy húzó erővel szembeni ellenálló ereje, ami megakadályozza, hogy felfelé áramlás közben a vízoszlop megszakadjon. A kohéziós teóriának a gyengesége és támadható pontja a vízoszlop folytonosságának a kérdése. Ugyanis természetes és kísérleti körülmények között is létrehozható a vízoszlop megszakítása. *Scholander* szőlővel vagy liánokkal végzett vizsgálataiban a levegőben tartott, majd vízbe helyezett átvágott hajtásban tovább folytatódik a vízszállítás, mert a levelek turgora – ha lassabban is, de – helyreáll. Erős szélben ugyancsak feltételezhető, hogy a szállítópályák vízoszlopai megszakadnak, vagy erős transpiráció esetén, ha a növény szöveti szerkezete lehetővé teszi, hogy gázbuborékok keletkezzenek a nagyobb lumenú xilém-elemekben.

A vízszállító pályák számos elemből állnak, amelyeket a sejtfal egymástól elválaszt, tehát egymástól függetlenül működnek. Ha az egyik pályában megszakad a szállítás levegőbuborék kialakulása következtében – a mellette levőben még tovább áramlik a víz. Viszonylag nagyobb kiesés esetén is (átvágás, sérülés) biztosítva van a növény vízellátása. Valószínűleg sokkal nagyobb a növényben a szállító-kapacitás, mint ami a vízzel való ellátásához szükséges.

A vízoszlop megszakadásánál a teret vízgőz tölti ki, vagy levegőbuborékok esetén levegő, amely egy idő múlva – egyesek feltételezése szerint – elnyelődik.

A víz a növényben, ahol a gyökér élő sejtjein, a szállítópályákon, a levél élő sejtjein, az intercellulárisokban, majd a sztómákon keresztül mozog – számos, különböző nagyságú ellenállásba ütközik. Kérdéses, hogy milyen mértékűek és természetűek ezek az ellenállások? Ezt a kérdést részleteiben *van Honert* vizsgálta meg először. Ő *Gradman*nak azt a feltételezését fogadta el, hogy *Ohm*nak az elektromos áramra vonatkozó törvénye érvényes a víztranszportra is, azzal az indokolással, hogy mindazokra a folyamatokra érvényes lehet, ahol a sebesség közvetlenül arányos a potenciál-különbséggel. *Van Honert* a víztranszportot láncszerűen összekapcsolódó folyamatnak tartja, amelynek a sebességét a legkisebb sebességű részfolyamat korlátozza. Feltételezése szerint, a dinamikus egyensúly állapotában a víztranszport sebessége $\left(\frac{dm}{dt}\right)$ a növény valamennyi részében egyenlő. Ez az egyes növényi részekben a diffúziós nyomáshiány (szívási tenzió) és az ellenállás hányadosával egyenlő. Képletben kifejezve:

$$\frac{dm}{dt} = \frac{P_1-P_0}{R_r} = \frac{P_2-P_1}{R_x} = \frac{P_3-P_2}{R_l} = \frac{P_4-P_3}{R_g},$$

ahol az $R_{r, x, l, g}$ a gyökér-, a xilém-, a levél- és a vízgőz-fázisok ellenállását, a $P_1 - P_0$ a gyökér és talaj, a $P_2 - P_1$ a xilém és a gyökérsejtek, a $P_3 - P_2$ a levél sejtjei és a xilém, a $P_4 - P_3$ a vízgőzfázis és a levélsejtek közötti szívási tenziót jelenti.

Az élő sejteken keresztül történő áramláskor az ellenállás a kolloidális dimenziójú kapillárisoknak a vízmozgással szembeni ellenállása. A xilém-elemekben az ellenállás hasonló természetű, csak a kapillárisok sokkal szélesebbek és a megtett út sokkal hosszabb. A vízgőzfázisban a víztranszport a vízgőz diffúziója. A gőznyomáskülönbséget itt a levegő relatív nedvességtartalma fejezheti ki. A mellékelt táblázatban közöljük a diffúziós nyomáshiány atm-ban kifejezett értékeit, változó nedvességtartalom mellett.

3. táblázat

A RELATÍV PÁRATARTALOM ÉS A DIFFÚZIÓS NYOMÁSHIÁNY ÖSSZEFÜGGÉSE

Relatív páratartalom %-ban	DPD atm-ban
99	13,4
97	40,6
90	140,5
80	297,5
50	924,2
10	3070,3

Az ismert relatív páratartalom mellett meghatározott evaporáció sebességéből, és a növényben, a növényi sejtben történő vízmozgás sebességének az ismeretében *van Honert* kiszámította a relatív ellenállási értékeket. (4. táblázat.)

A szabad vízfelület ellenállása rendkívül magas érték, ha az evaporáció sebességét a növényben történő vízmozgási értékekhez viszonyítjuk. *Van Honert* szerint a vízzel jól ellátott talajon és átlagos relatív páratartalom mellett – a transpiráció ellenállása a gőzfázisban 20-szorosa a növény többi részében levő ellenállásnak. Az utóbbi években ennek az elméletnek az alapfeltételezéseit támadások érték.

Új irányzat kezdődött a biológiai folyamatok értelmezésében termodinamikai és kinetikai alapon. Tudomásul kell vennünk, hogy a régi elképzeléseket és nomenklatúrát a fiziko-kémiát jól ismerő biológusok megvizsgálják – az irreverzibilis folyamatok termodinamikájának az alapján – és a hibás elképzeléseket elvetik.

4. táblázat

Víz mozgása	Vízmozgás sebessége mg/cm² hr. atm	Relatív ellenállás/cm²
1 m lombos fa	100 000	1
1 m tűlevelű fa	20 000	5
Salvinia protoplazma	3,3	30 000
Víz-levegő felület		
mozdulatlan levegőben	0,007	14 000 000
Gyenge szélben	0,025	4 000 000
Erős szélben	0,191	520 000

Van Honert elképzeléseinek a kritikája a közeljövőben valószínűleg további vizsgálatokra ösztönzi a kutatókat, hogy megállapítsák a növényben történő víztranszport különböző szakaszaiban az ellenállások valódi és egymáshoz viszonyított értékét. Kétségtelennek látszik, hogy az értékek helyesbítése után is a vízmozgással szembeni legnagyobb ellenállást a levélfelület és a levegő határán találjuk meg. A levél „felületén" ebben az esetben *a levélben levő sejtek felületét* kell értenünk. A levél intercelluláris rendszerét a sztómák nyitják és zárják a környezet felé. Ezeken keresztül történik – a vízleadás mellett – a növény gázcseréje is. A sztóma-mozgás élettanának a tárgyalásakor talán helyesebb elsősorban a CO_2-felvétel fontosságának a hangsúlyozása, hiszen a zárt sztómák a CO_2-asszimilációit is korlátozzák.

A sztómák zárósejtjeit az alakjuk, a sejtfal struktúrája, a plazmodezmák hiánya és a kloroplasztiszok jelenléte – tehát a durva- és a finomszerkezet – megkülönböztetik az epidermisz többi sejtjeitől (l. A növényi sejt felépítése és működése, I. köt. 9. old.). Éppen ezeken a jellegzetes eltéréseken alapszik a sztóma nyitási és zárási mechanizmusának a különböző magyarázata. *Stålfelt* a sztóma mozgásának háromféle típusát különbözteti meg: a *fotoaktív*, a *hidroaktív* és a *hidropasszív* mozgást.

*Fotoaktív mozgás*on a megvilágítás hatására történő nyitódást és a sötétben történő záródást értjük. A nyitódás nem azonnal indul meg a megvilágítás hatására, hanem bizonyos idejű késlekedés után *(lag periódus)*. A lag periódus hossza függ a megvilágítás intenzitásától és az előző sötét szakasz időtartamától. A sztóma záródása nagyon gyors folyamat; az elsötétítés után 15 másodperccel már mérhető. Tegyük fel először azt a kérdést, hogy a fény milyen mechanizmuson keresztül érvényesíti hatását? A sztóma-zárósejtek kloroplasztiszai tartalmazzák az *a*- és a *b*-klorofillt, és a CO_2 megkötésére képesek. Részletes vizsgálatok igazolni látszanak azt, hogy a fény hatása a fotoszintézisen keresztül érvényesül. A kísérleti eredmények jelenleg nem támogatják azt a feltételezést, amely szerint a karotinoidok szerepet játszanak a sztóma nyitásában a fotoszintézistől függetlenül.

Számos vizsgálatot végeztek albinó (zöld színű anyagot – klorofillt – nem tartalmazó) növényekkel, tarka levelű növények klorofillt alig tartalmazó területeivel, és félig sötétben, félig fényen tartott levelekkel. Az albinó árpa zárósejtjei CO_2-mentes levegőben nem nyílnak ki fény hatására. Lehetséges azonban, hogy ezek a mutánsok sztóma-nyitásra képtelenek. A tarka levelek fehér foltjain a sztómák kinyílnak, csak a mozgás lassú és korlátozott.

A legtöbb vizsgált esetben azonban a fehér részek zárósejtjei is tartalmaznak bizonyos mennyiségű klorofillt. Még bonyolultabbá teszik a helyzetet azok a vizsgálatok, amelyekben megfigyelték, hogy a fény hatása nagy sebességgel átadódik a hajtásnak arra a területére is, amelyet a kísérlet alatt sötétben tartottak. Itt is kinyílnak a sztómák a megvilágítás hatására, csak kisebb mértékben. Etiolált (sötétben nevelt, klorofillt nem tartalmazó) levelek sztómái csak akkor képesek kinyílni, ha a fény hatására bizonyos mennyiségű klorofill szintetizálódott.

A vizsgálatok tehát a klorofill szükségességét igazolják. A fényhatásnak az elsötétített területekre való „transzportját" *Linsbauer* feltételezése (1915) magyarázza meg, amely szerint a sejt közötti járatok CO_2-koncentrációjának a csökkenése (a fotoszintézis következtében) a sztómák fotoaktív kinyílásához vezet. Magas CO_2-koncentráció sztóma záródást eredményez. A CO_2-koncentráció csökkenése a mezofillumban megmagyarázza a tarka levelek fehér részeiben és az elsötétített hajtásrészben is a sztóma nyitás lehetőségét.

A fényhatás „áthelyeződhet", ha az intercellulárisok CO_2-koncentrációja bizonyos érték alá csökken. Minél magasabb a fény intenzitása, annál magasabb CO_2-koncentráció szükséges a sztóma-záródáshoz.

*Hidroaktív mozgás*ról akkor beszélünk, ha a transpirációs vízvesztés következtében vízhiány keletkezik – a fajokra jellemző kritikus értéken, és a sztómák bezáródnak. Ezt a mozgást sem a fény intenzitása, sem pedig a CO_2-mentes levegő nem tudja megakadályozni. Ezt a mozgást is a CO_2 koncentrációjának a változásával próbálták megmagyarázni oly módon, hogy a vízhiány a fotoszintézis csökkenéséhez és a CO_2-felhamozódáshoz vezet az intercellulárisokban. A sztómák hidroaktív záródása azonban a mezofillumról leválasztott epidermiszben is megfigyelhető.

Tudjuk, hogy a sejtek turgorának a növekedése a vízfelvételnek, ez pedig a szívóerő növekedésének a következménye. Miért változik meg a sztóma-zárósejtek szívóereje (vízpotenciálja)? A plasztiszok jelenléte miatt kézenfekvő volt az ún. *fotoszintézis*-elmélet, amely szerint a zárósejtekben ozmotikusan aktív anyagok keletkeznek a fotoszintézis során. Csakhogy a számítások szerint az ozmotikus érték növekedése a fotoszintézis következtében rendkívül kis érték – 0,6–0,7 atm/óra –, míg az azonos sejtek ozmotikus értéke valójában 2–10 atm-t is növekszik; a széndioxid-mentes levegőben és sötétben történő sztómanyitódást pedig ez az elmélet egyáltalán nem magyarázza meg.

Az *enzim-teória* a cukor $\rightleftharpoons$ keményítő átalakulásban vélte megtalálni a jelenség magyarázatát. A keményítőtartalom csökken, ha a sztómák nyitva vannak, és növekszik, ha bezáródnak. Itt a kis molekulasúlyú cukor mint ozmotikusan aktív anyag szerepelne. De a keményítő $\rightleftharpoons$ cukor átalakulás nem mindig szükséges a sztóma mozgásához. A foszforiláz nevű enzim felfedezése a zárósejtekben (amely a kloroplasztiszokban lokalizálódik) új alapot adott a további kutatáshoz ezen a területen. A kutatómódszerek finomodása kvantitatív bizonyítékokhoz vezethet.

A legújabb kísérleti eredmények szerint, a külső faktorok és a kémiai inhibitorok (gátló anyagok) a sztóma nyitás és záródás folyamatára eltérően hatnak. A nyitás és a záródás tehát különböző és *nem megfordítható biokémiai folyamatokra vezethetők vissza.* Ezek a folyamatok egyidejűleg játszódhatnak le. A fényhatás az egyensúlyt a nyitás felé tolja el. Olyan gátló anyagok, amelyek a nyitás mechanizmusára hatnak erősebben – a sztóma záródását fogják eredményezni. Oxigén feltétlenül csak a sztómanyitódás kezdetén szükséges.

A nyitott sztóma nyitva marad fényen anaerob (oxigén-hiányos) körülmények között is. Sem a bezáródásra, sem pedig ennek sebességére nincs hatással az anaerob környezet.

Feltételezhető, hogy a sztóma nyitás reakciójának egyik lépcsőjét megtalálták a glikolsav keletkezésében. Azok a faktorok, amelyek a glikolsav szintézisét és anyagcseréjét befolyásolják – a sztóma nyitódásra ugyancsak hatásosak. Oxigén szükséges a glikolsav szintéziséhez és felvételéhez is. Ha a CO_2 parciális nyomása magas, akkor glikolsav nem szintetizálódik; viszont az alacsony CO_2-koncentráció serkenti a szintézisét. A magas CO_2 koncentráció abban az esetben vezetett a sztóma záródásához, ha a szövetkorongot víz felületén vagy káliumdihidrofoszfát (KH_2PO_4) híg oldatának a felületén úsztatták. De ha az oldat glikolsavat tartalmazott, amelyet a sejtek felvettek, akkor a záródás nyitódásra fordult.

A másik érdekes elképzelés az, hogy a természetben előforduló anyagok is lehetnek a sztóma nyitódás gátlói, pl. az oxálsav, amely sötétben inkább szintetizálódik. A sötétben tartott epidermisz kivonata *(extraktuma)* tartalmaz olyan anyagokat, amelyek a sztómanyitódást meggátolják. Aktivitásuk jóval nagyobb, mint a levél extraktumáé. Az anyag

ultraibolya színképe a klorogénsavra jellemző, de az extraktum gátlása nagyobb, mint a klorogénsavé.

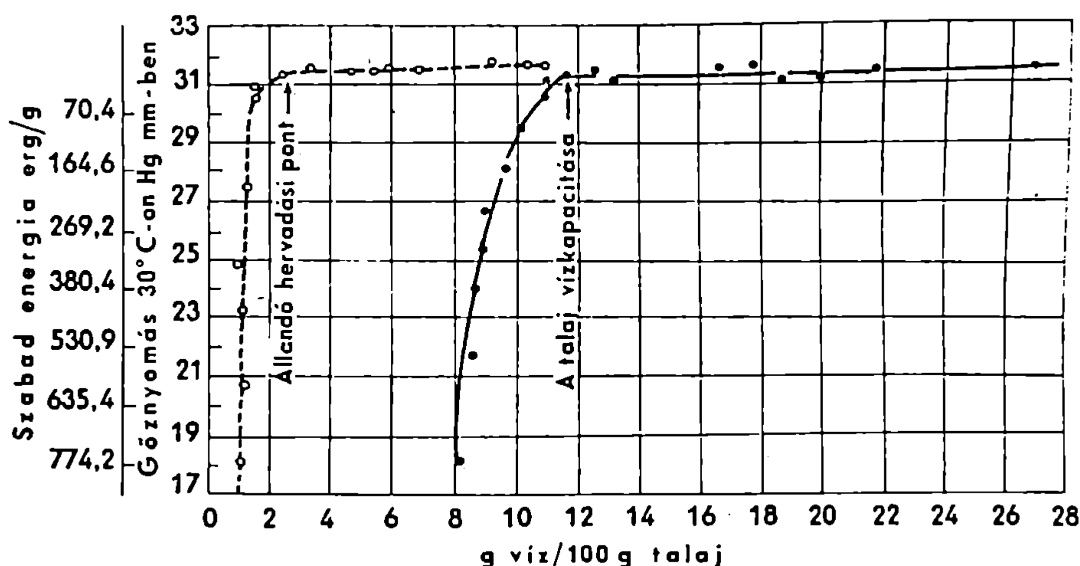
Hidropasszív sztóma-mozgás akkor jön létre, ha a sztómát környező sejtek turgornyomásának növekedése térfogatnövekedést eredményez, és sztóma a nyomás hatására mechanikusan záródik.

A VÍZHIÁNY HATÁSA A NÖVÉNYEKRE; A VÍZHIÁNY FELISMERÉSE

A növény vízvesztését szabályozza és erősen csökkenti ugyan a sztómák záródása, ez azonban csak az időleges vízhiányt tudja csökkenteni. Természetes körülmények között a növények vízháztartását a talaj víztartalma befolyásolja döntően.

A talaj heterogén keveréke a különböző nagyságú részecskéknek és köztük levő, eltérő méretű és alakú pórusoknak. A talaj pórusos – lyukacsos – szerkezete nagymértékben befolyásolja a talaj vízmegtartó képességét. A talaj nedvességviszonyait az utóbbi néhány évtizedben energetikai alapon határozzák meg, mivel ténylegesen csak az az energia, az a munka mérhető, amely a víznek a talajból való eltávolításához szükséges. A különböző talajnedvességi állapotokat tehát jellemezni lehet azzal az erővel, amellyel a talaj képes megtartani a vizet. *Edlefsen* szerint, a talaj vízgőznyomásának a meghatározásával – a talaj víztartalmának a függvényében –, a különböző talajokat jellemző és a talaj-növény vízviszonyokat is meghatározó görbéket szerkeszthetünk. Ha eső vagy öntözés után a talaj vízzel telített, akkor a talaj vízgőznyomása megközelíti a szabad vízfelületét. A gravitációs víz leszivárgása után a talaj – a szerkezetének megfelelően – vizet képes megtartani. Ez a *talaj vízkapacitása*. Pontos értékét azonban a talaj víztartalmának és gőznyomásának az ismeretéből nem lehet megállapítani, mivel ez folyamatosan és rendkívül lassan csökkenő érték. Ezen a területen a növények könnyen veszik fel a vizet. A csökkenő víztartalommal egy kritikus érték közelében és azon túl viszont már nagy energia szükséges ahhoz, hogy a talajban levő víz elpárologjon a részecskék felületéről. A növény a talaj víztartalomcsökkenésének ezen a területén már nem tud vizet felvenni, és állandó hervadt állapotban marad páratelt levegőben is. Ha most meghatározzuk a talaj víztartalmát, és azt a talaj szárazsúlyára számolva fejezzük ki, akkor megkapjuk az állandó hervadás %-ának az értékét. Ez a legfontosabb határérték a talaj víztartalma és a növény viszonyában (255. ábra)

Mivel a növénytermesztés szempontjából az állandó hervadás %-a a legkritikusabb érték, ezért meghatározásának pontossága és a ható tényezők ismerete nagyon fontos. Ezt kísérleti körülmények között viszonylag kis térfogatú edényekben (600 g talaj) nevelt növényekkel határozzák meg. Szabadföldi viszonyok között azonban számos probléma adódik, elsősorban a talaj mintavételével. A gyökérrendszer kiterjedése a faji sajátságoktól, a talaj minőségétől, víztartalmától, tápanyagtartalmától függ. A talaj átlagos víztartalma nem ad valóságos képet, mert a növények egy részének a gyökere nem tölti ki egyenletesen a talajt – néhány gyökér mélyen lenyúlhat. A növény nagyságát és a termést a vízfelvételre képes gyökerek befolyásolják és nem az átlagos érték. Lehetséges az is, hogy a gyökérrel közvetlenül érintkező talaj már eléri a hervadási értéket, mivel a gyökér kiszárítja a vele érintkezésben levő talajt, de a gyökértől viszonylag kis távolságra már a hervadási pont értéke felett lesz. Ide kapcsolódó fontos kérdés az is, hogy milyen mértékű a víznek a mozgása a talajban? Különösen érdekessé válik ez akkor, ha már gravitációs víz nem található



255. ábra. A talajnedvesség gőznyomásának és a talaj víztartalmának az összefüggése (– – – – = homoktalaj; ———— = agyagtalaj)

a talajban, és annak víztartalma egyenlő a vízkapacitásával. Régebben feltételezték, hogy a kapillaritás (a talaj hajszálcsövessége) miatt a víz minden irányban mozoghat, ezért különösen a talajfelszín párolgását tartották a túlzott vízvesztés szempontjából káros tényezőnek. Ezért ajánlották a talajfelszín gyakori művelését, mert így annak meglazításával csökken a talajrészecskék közötti kapcsolat és vele a kapilláris szívóerő is. A kísérletek tanúsága szerint azonban a víz felfelé való mozgása nagyon csekély mértékű. Kb. 20 cm-re a talajfelszíntől a párolgás már rendkívül kicsi. Ez alatt a réteg alatt a növényi transpiráció párologtatja el a víz nagyobb részét. Ha a száraz talajra vizet juttatunk, természetesen a víz gyorsan szétoszlik, de ha elérte a talaj vízmegtartó kapacitását, akkor mozgása rendkívül lelassul. Ezért inkább *a gyökér növekszik a víz felé, és nem a víz mozog a gyökér vízfelvétele következtében kiszáradó talajrészecskék felé.* A gyökérrendszer kiterjedése mélységben és szélességben – a vízfelvétel szempontjából a legfontosabb tényezők egyike. A jól szellőző talajokban mélyen lenőnek a gyökerek; a nehéz, gyengén szellőző talajokban viszont a felszínhez közel, vékony rétegben terülnek szét. Mélyen nőtt gyökérzet esetén a talaj felső rétege kiszáradhat anélkül, hogy ez a növényt lényegesen károsítaná. Kérdéses, hogy ha a növény gyökerének csak bizonyos része kap vizet, akkor a száraz talajban levő része képes-e növekedni. Speciálisan szárazságtűréshez alkalmazkodott növényen ezt lehetségesnek tartják. Termesztett növényeink gyökérzete azonban olyan talajba, amelynek víztartalma a hervadási pont alatt marad, nem nő bele.

Feltételezték, hogy a növény számára a talaj vízkapacitása és az állandó hervadási pont értéke között a talajban levő víz könnyen és egyenlő mértékben felhasználható. Ez a nézet nagy vitát váltott ki. Számosan állítják, hogy az említett két értéken belül a magasabb víztartalom nagyobb termést ad. A gőznyomás és a talaj víztartalmának függvényében a görbe hajlásának egyenletessége arra mutat, hogy a vízelvonáshoz azonos energia szükséges. Valójában a víztartalom változása széles határokon belül nem befolyásolja a transpiráció sebességét. A magas és alacsony víztartalom összehasonlítása az egész tenyészidő folyamán – nehéz feladat, mert a hervadási pont közelében lévő víztartalmat a gyökér által benőtt talajtömegben – azonos értéken – aligha lehet tartani. Ezért vezethet az öntözés szakaszos volta, vagy csak az adagolt víz mennyiségnek az ismerete hibás eredményekre. A nem megfelelő időközben öntözött növények termése még kisebb lehet, mivel lehetnek

szakaszok, amikor a növény száraz talajban van, sőt esetleg a fejlődés legérzékenyebb szakaszában. A száraz szakaszok ismerete tehát sokkal fontosabb, mint az a táblázat, amelyen a kiöntözött víz mennyisége van feltüntetve.

Valójában a vízhiány hatását *a növény anyagcseréjére gyakorolt hatása alapján* lehetne és kellene értékelni. Feltételezhető, hogy a szemmel látható hervadás előtt a vízhiány befolyásolja a különböző anyagcsere-utakat. Ezek megváltozásáról azonban a feltételezéseken kívül nem sokat tudtunk. Nehéz egy általános alapot találni, amire a károsodást vonatkoztatni lehet. A protoplazma hidratáltsága befolyásolja a szövet élettani aktivitását. Feltételezik, hogy a fehérjéket vízburok veszi körül. A víz elvesztése megváltoztatja a molekulák elrendeződését, így az enzimek ható csoportjai és a reakcióba lépő molekula közötti távolságot is. A keményítő-cukor átalakulást a vízhiány elősegíti. Mivel a gyors keményítőbomlás nincs egyensúlyban a cukor felhalmozódásával, a légzés intenzitásának is emelkednie kell. A fotoszintézist csökkenti a vízhiány, feltehetően elsősorban a széndioxid csökkenő koncentrációja miatt, ami a mezofillum-sejtekhez a sztómákon keresztül jut.

A sejt turgeszcens állapotának fontos szerepe van a növekedésben, bár az ok és okozat nem egészen világos: vagy a turgor-nyomás az oka a sejt megnyúlásának, vagy a sejtfal nyújthatóságának a megváltozása növeli meg a vízfelvételt. A magas ozmotikus érték nem befolyásolja a nem-cellulózszerű poliszacharidok szintézisét, azonban a cellulózképződést gátolja. Sokan azt tartják, hogy a vízhiány a sejt megnyúlását gátolja, de a sejtosztódást nem. A levél – bár sokkal kisebb a kontrollnál – azonos számú sejtet tartalmaz. Azonban búza esetében, mind a sejtosztódást, mind a -megnyúlást csökkentette a vízhiány. Lehet, hogy a hatás attól függ, milyen fejlődési szakaszban éri a növényt. Megfigyelték azt is, hogy a gátolt növekedés helyrehozható, sőt a megnyúlás gyorsabb a vízhiány megszüntetése után, mint a kontrollnövényen. A kísérleti eredmények alapján úgy tűnik, hogy a növények – fajuktól függően – az időleges vízhiányra különbözőképpen érzékenyek. Általában úgy látszik, hogy a virágzás fázisában a vízhiány helyrehozhatatlan változást hoz létre, és külső morfológiai változás nélkül is terméscsökkenés következhet be.

A növényi vízháztartás alapos ismeretének azt a gyakorlati célt kell szolgálnia, hogy végül meg tudjuk állapítani a növény vízállapotáról a növény vízszükségletét, az öntözés legalkalmasabb időpontját és módjait. A vízhiányra legérzékenyebb reakció a levél ozmotikus állapota, különösen a szívóerő, vagy az ozmotikus nyomás és a sztóma nyitottságának a csökkenése. A levél szívóereje különösen jó indexe (mutatója) a növény belső vízállapotának. A sejt hidratált állapotát a következő képlettel jellemzik:

$$H = 100\frac{(P-S)}{P},$$

ahol $P =$ az ozmotikus nyomással, $S =$ a szívóerővel. Amikor a sejt turgeszcens és a szívóerő nulla, akkor a H-érték egyenlő 100-zal. Ha viszont a szívóerő egyenlő a sejt ozmotikus értékével, akkor a H értéke nulla. A meghatározás időpontjául a déli órákat ajánlják (13–14 óra között). 40–50%-nál alacsonyabb érték már anyagcserezavarokat okoz. Az öntözés szükségességét így 5–6 nappal előbb meg lehet állapítani.

A NÖVÉNYEK TÁPLÁLKOZÁSA A TALAJBÓL

A növényélettan fejezetei közül az ásványi táplálkozás fejezetben kapcsolódnak össze legszorosabban az elméleti növényélettani alapkutatások a gyakorlati mezőgazdasági célkitűzésű vizsgálatokkal. Erre a területre érvényes leginkább az a klasszikussá vált meghatározás, hogy a növényélettan a növénytermesztés elmélete.

Az egyik fő kérdéscsoport a növények minőségi és mennyiségi tápanyagigényét foglalja magába, tehát hogy a növényeknek mely elemekre és milyen mennyiségben van szükségük. Ezeknek a kérdéseknek a kutatása még a közelmúltban is elsősorban gyakorlati célt szolgált, és csak az utóbbi években történtek komoly kísérletek az elemek élettani-biokémiai szerepének, a növekedés és tápanyag-ellátottság összefüggéseinek elméleti növényélettani meghatározására.

A másik fő kérdés az, hogy a talaj szilárd fázisából hogyan jutnak a tápanyagul szolgáló ionok a növény szervezetébe, majd azon belül a felhasználás helyére. Ez a folyamat természetesen számos lépésre tagolódik: *a)* a talajoldat keletkezése a talaj szilárd fázisából; *b)* az oldott anyagok vándorlása a gyökérsejtek felületéhez; *c)* a felvétel sejtélettani folyamata; és végül *d)* a felvett ionok transzportja a növény különböző szöveteiben és szerveiben, ahol a szállítás különböző sebességű, és a sebességet más-más tényezők befolyásolják. A talaj tápanyagkészletének és a talajba juttatott tápanyagoknak a jobb hasznosítása akkor remélhető, ha felismerjük a folyamatot korlátozó leglassúbb lépést, és azt igyekszünk felgyorsítani, hatásfokát javítani. (A másik lehetőség a szükséglet csökkentése a kérdéses tápanyagban – kisebb igényű növények nemesítésével.) A másik fő kérdésről az előzővel szemben azt mondhatjuk, hogy vizsgálata inkább elméleti jellegű kutatásokkal kezdődött, amelyek napjainkban kezdenek gyakorlati alkalmazást találni.

A NÖVÉNYEK NÉLKÜLÖZHETETLEN TÁPANYAGAI

Mint a biológia csaknem minden fejezetében, a folyamatok első megsejtése a római vagy korábbi gazdasági tapasztalatokból indult ki. De talán meglepetésként hat, ha rámutatunk, hogy a mai tudásunk alapjai nem nyúlnak messzebb vissza, mint a XIX. század első fele. A talajról és a növények táplálkozásáról szóló tudomány alig száz éves. Egy biológiatörténeti összeállítás például így összegezi azokat az ismereteket, amelyek 1880-ban rendelkezésre állottak: *a)* a talajoknak korlátlan képességük van valamilyen természetes vege-

táció fenntartására; *b)* bár a talajok kőzetekből származnak, de a porított kőzet még nem talaj; *c)* az éghajlati tényezők fontos változásokat okoznak a talajok kémiájában; *d) a növényeknek különböző ásványi anyagokra van szükségük; e) az ásványi anyagokat a növény a talajból nyeri; f)* az ásványi anyagok a talaj egy frakciójából származnak; *g)* a gyökérsejtek ozmotikus sajátságai kapcsolatban vannak a talajból történő vízfelvétel képességével; *h) az ásványi alkotórészek aránya a növényben különbözik a talajban található* aránytól; *i)* a növények növekedése szoros kapcsolatban van a csapadékkal és a hőmérséklettel; és *j)* különböző trágyák gyakran fokozzák a növények termését.

A XIX. század közepétől két kutatási módszer alkalmazása gyarapította különösen a növények ásványi táplálkozására vonatkozó ismereteket: a szántóföldi *kisparcellás trágyázási kísérletek*, és az ún. *vízkultúramódszer.* Ezek a módszerek – mint sok más találmány – fokozatosan alakultak ki, és nehéz megállapítani, hogy az első lépés kinek a nevéhez fűződik. Kétségtelen azonban, hogy *Lawes* és *Gilbert* 1843-ban szabályos szántóföldi műtrágyázási kísérleteket kezdett Rothamstedben, majd *Salm-Holmstar* 1848–51-ben zabot nevelt ismert összetételű vízkultúrában, és ki tudta mutatni a nitrogén, foszfor, kén, kálium, kalcium és vas hiányának jellemző tüneteit. A vízkultúra módszerét egy évtized múlva *Sachs* és *Knop* fejlesztették tovább. Az általuk javasolt tápoldatok – kisebb módosításokkal – ma is használhatók, ha nem dolgozunk nagyon tiszta sókkal és desztillált vízzel, vagy csak rövidebb ideig kívánjuk a kísérleti növényeket nevelni.

Knop 1865	gramm/liter	Hewitt 1952	gramm/liter
KNO_3	0,2	KNO_3	0,505
$Ca(NO_3)_2$	0,8	$Ca(NO_3)_2$	0,820
KH_2PO_4	0,2	$NaH_2PO_4 \cdot 2\ H_2O$	0,208
$MgSO_4 \cdot 7\ H_2O$	0,2	$MgSO_4 \cdot 7\ H_2O$	0,369
$FePO_4$	0,1	Fe-citrát	0,0245
		$MnSO_4$	0,00223
		$CuSO_4 \cdot 5\ H_2O$	0,00024
		$ZnSO_4 \cdot 7\ H_2O$	0,000296
		H_3BO_3	0,00186
		$(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4\ H_2O$	0,000035
		$CoSO_4 \cdot 7\ H_2O$	0,000028
		NaCl	0,00585

Ha összevetjük az egyik legrégibb és egy modern tápoldat összetételét, a nagyobb mennyiségben jelenlevő tápanyagok (makroelemek) mennyiségében alig találunk különbséget. Az egyik lényegesebb módosítás, hogy a vasat ma nem szervetlen és rosszul oldódó vagy könnyen kicsapódó ion formájában adjuk, hanem szerves komplexben mint borkősavas vagy citromsavas vasat. 1951-től kezdve nagyon elterjedt különböző szintetikus vaskomplexek, pl. az etiléndiamintetraecetsav vaskomplexének alkalmazása is.

A két tápoldat összevetésénél a nagyobb különbséget a kis mennyiségben nélkülözhetetlen mikro- vagy nyomelemekben találjuk. Ezek közül a cink (Zn) és a bór (B) nélkülözhetetlen voltát 1910–20 közt, a mangán (Mn) szükségességét 1920 után mutatták ki. A harmincas évek két új nyomeleme a réz (Cu) és a molibdén (Mo) volt, végül az utolsó, minden kétségen felülálló nyomelemet, a klórt (Cl) csak az 50-es években tudták bizonyítani.

A növények tápanyagfelvétele nem teljes mértékben szelektív, ezért az esszenciális elemeken kívül – rendszerint kis mennyiségben – igen sok más elem is kimutatható a növényekben. A nélkülözhetetlen elemek megkülönböztetésére három kritériumot ajánlanak: *1.* a növény normális növekedése vagy szaporodása nem következhet be a kérdéses elem nélkül; *2.* ez a szükséglet specifikus, és más elem nem helyettesítheti; *3.* a szükséglet közvetlen, és nem valamely más elem toxikus hatásának megszüntetéséből áll.

A három kritérium következetes alkalmazása nem minden növény és elem esetében könnyű. Általában szinte lehetetlen annak kimutatása, hogy valamely elem nem szükséges. A legtöbb, amit mondhatunk, hogy egyik vagy másik elem nem szükséges olyan koncentrációig, ameddig a tápoldatokat meg tudjuk tisztítani és a szennyezések koncentrációját meg tudjuk határozni. A másik probléma, hogy a növényvilágban lehetnek kvalitatív különbségek a nélkülözhetetlen elemekben. Valószínű pl., hogy a *Scenedesmus* számára nélkülözhetetlen a vanádium; egyes *Astragalus*ok, *Stanleya* számára a szelénium; néhány trópusi cserje számára a fluor. Azt a tényt, hogy a kovamoszatoknak nélkülözhetetlen a szilícium, nemcsak sejtfaluk összetétele, hanem bennük a szerves szilíciumvegyületek előfordulása is bizonyítja.

Több esetben a szervezet nitrogén-táplálkozásának a módja határozza meg a nyomelemszükségletet. A *Scenedesmus*nak pl. csak akkor van szüksége molibdénre, ha nitrogénforrásként nitrátot kap. A magasabbrendű növények molibdénszükséglete is magasabb nitráttáplálás esetén, mint ammónium-N-en. A pillangósok kobaltszükségletét csak az esetben sikerült kimutatni, ha nitrogénellátásukban a gyökérgumóikban élő baktériumok N_2 gáz kötésére (nitrogénfixálás) voltak utalva.

Néhány elem esetében ismeretesek olyan kémiailag rokon más elemek, amelyek a szükségletet részben pótolni tudják. A káliumszükséglet egy része például kétségtelenül pótolható nátriummal vagy rubidiummal. Lehetséges az is, hogy a Na – legalábbis egyes növényeknek (*Atriplex*, általában a répaféléknek) – nélkülözhetetlen. Hasonlóan a kalcium is – bizonyos esetekben és mértékig – károsodás nélkül stronciummal helyettesíthető. Vannak adatok arra vonatkozólag is, hogy a kloridot bromid pótolhatja, illetve a bórt germánium.

Végül ismerünk olyan eseteket, amikor valamely elem nélkülözhetetlen voltát ugyan nem sikerült kimutatni, de a kísérletek egy részében kedvező hatásúnak mutatkozik. A kedvező hatásokra többféle magyarázat lehetséges.

A) A kedvező elem hatékonyabb egy bizonyos szerepben, amelyet egyébként egy hasonló, de más okokból esszenciális elem tölt be.

B) A kedvező hatású elem elősegítheti olyan anyag termelését, amely az adott körülmények közt a növekedést előmozdítja, de szigorúan véve nem nélkülözhetetlen.

C) A kedvező hatású elem egy másik elem mérgező hatását csökkentheti.

A serkentő hatások közt – az eddig említett elem-helyettesítéseken kívül – megemlíthetjük az alumínium, a szilícium, és talán a jód hatását. Általánosságban azonban hangsúlyozhatjuk, hogy jelenlegi tudásunk szerint a növények számára csak 16 elem szükséges.

Nézzük meg röviden, hogy *az egyes elemek hiánya milyen hiánytüneteket okoz*, és hogy milyen szerepük van a növények életfolyamataiban, anyagcseréjében – vagyis miért nélküözhetetlenek. A *szén*nel, *oxigén*nel és *hidrogén*nel könnyen végezhetünk. A szenet a növények nagyobbrészt a légkörből veszik fel és a nem a talajból. Kimutatható ugyan, hogy nagyon kis mennyiségben a gyökereken keresztül is jut széndioxid a növényekbe, és ez a *Szentgyörgyi–Krebs*-féle ciklusnak egy megfordítható enzimreakciója révén az anyagcserébe is eljut. Ennek az ún. sötét széndioxid-fixálásnak azonban különösebb jelentősége nincs. (Megjegyezzük, hogy a folyamat energiaigényes, és az energiát végső fokon a fotoszintézis folyamata által kémiai formában kötött energiából nyeri. Az oxigén és hidrogén átalakulásaival szintén a fotoszintézis és légzés fejezetekben foglalkozunk – I. köt. 364. és 410. old. A felhasznált oxigén a légköri oxigéngázból és a vízből származik; a hidrogén

– néhány különleges mikroorganizmust leszámítva – a vízből. Valamennyi növényi szervezet képes különböző szerves anyagok felvételére és hasznosítására, azonban a magasabbrendű növényeknél (az ismét fennálló kivételeket leszámítva) a táplálkozásnak ez a formája nem számottevő. Határozottan állíthatjuk például, hogy bár a talajban nagyon sokféle szerves anyag előfordul, de ezek hasznosulása a magasabbrendű növények táplálkozásában elhanyagolható.

A növényi szervezet összetételében magas százalékban előforduló *nitrogén*nek, *kén*nek és *foszfor*nak az anyagcserében játszott szerepével sem foglalkozhatunk részletesen. Ez elemek anyagcseréje olyan sokoldalú, annyira része az általános anyagcserének, hogy a rendelkezésünkre álló néhány sorban fő vonalaiban is lehetetlen jellemezni.

A *nitrogénhiány* jellegzetes csökkenést okoz a levelek klorofilltartalmában. A hiány kezdeti szakaszában a kloroplasztiszban fölös keményítő halmozódik fel, majd megkezdődik a plasztisz lipoprotein struktúrájának a szétesése. Egyes esetekben a levelek sárgulását vörös színeződés (*antocián*októl) kíséri. A növény merisztémái kisebbek, a keletkező sejtek idő előtt elöregszenek, vakuolizálódnak. A merisztémák csökkent működése következtében az oldalhajtások száma csökken. A növekedés egészében korlátozódik, de a gyökér növekedése kisebb mértékben, mint a hajtásé (sőt átmenetileg fokozódhat is), vagyis a növény viszonylag hosszabb gyökerekkel rendelkezik.

A *foszforhiány* is változásokat okoz a levelek színében, amely azonban fajonként változik. Gyakori az erős zöld-kékeszöld lombszín, vagy a lilásvörös anthociánosodás. Több más tünet a nitrogénhiányra emlékeztet, így a levelek merev állása, az oldalhajtások csökkent száma. A levéltünetek – mint a nitrogénhiánynál – először az idős leveleken jelentkeznek. Jellemző a foszforhiányra a levelekben cukrok és keményítő felhalmozódása.

A *kénhiány* a természetben ritka, s csak néhány növényen, köztük a teán írtak le kénhiánytüneteket. Ezek közül a levelek méreteinek csökkenése, a klorózis a legfeltűnőbb, nehéz megkülönböztetni a nitrogénhiány tüneteitől, azonban azoktól eltérően inkább a fiatal leveleken mutatkoznak. Kénhiányban a fehérjeszintézis csökken, a szervekben oldható N-vegyületek halmozódnak fel.

A *káliumhiány* tünetei rendkívül változatosak, s a kísérleti növénytől függenek. A növény megjelenésére általában az internódiumok rövidülése és az oldalhajtások fokozott kihajtása a jellemző. A levéltünetek közül az elhaló, elszáradó foltok a legjellegzetesebbek. A perzselődésszerű levélégés az idősebb leveleken kezdődik, sokszor a levélszéleken, amelyek befelé sodródhatnak. Az elhaló területek eltérő (sötétebb vagy éppen kifakuló) elszíneződése már a nekrózis előtt megfigyelhető. Jelenleg nem tudjuk biztosan, hogy a foltszerű tüneteket az egyenlőtlen káliumeloszlás, a vízellátás különbségei, vagy esetleg toxikus anyagok felhalmozódása okozza. A káliumhiányos növényekben a legkülönbözőbb kémiai változásokat írták le, de ezeket nehéz okozati kapcsolatba hozni a hiánytünetekkel. Néhány általánosításon kívül kevés biztosat tudunk a K funkcióiról; mint a növényben nagy mennyiségben előforduló kation, részt vesz a kation-anion egyensúly fenntartásában, a növény ozmotikus sajátságainak a meghatározásában. A K nem alkot stabil kémiai vegyületet a növényben, de hozzájárulhat különböző makromolekulák, szubcelluláris struktúrák felületi töltésviszonyainak a kialakításához.

A *kalcium* a káliumhoz viszonyítva rosszul mobilizálódó elem, ezért *hiánya a növény fiatal szövetein és szervein* jelenik meg. A levelek növekedése először egyenlőtlen lesz, a levelek elkeskenyednek, elhalt foltok alakulnak ki, és végül a hajtáscsúcs is elpusztul. A Ca hiányára a gyökerek is nagyon érzékenyek; speciális tünetük a gyökérszőrök képződésének a megszűnése. Kimutatták, hogy Ca hiányában a sejtekben a mitochondriumok száma csökken, más esetekben a sejtmembránok szétesése figyelhető meg. Nem meglepő, hogy a Ca jelenléte az ionfelvételt, különösen az anionfelvételt serkenti. Kimutatható továbbá, hogy a Ca a hasonló ionok (pl. K-Na) megkülönböztetését is előmozdítja. Bizonyosnak

látszik, hogy a Ca-nak az ionfelvételre gyakorolt hatása komplex, több hatásból tevődik össze.

A *magnézium* legfontosabb funkciója a klorofill alkotórészeként betöltött szerepe (bár a levél Mg-tartalmának kevesebb mint 10%-a van a klorofillban), ezért nem meglepő, hogy *hiánytünetei közül* a *levélklorózisok*, elszíneződő vagy nekrotikus foltok a legfeltűnőbbek. Ezek általában az idősebb leveleken, sokszor a fő levélerek közti foltokon láthatók. Rendkívül lényegesnek látszik az a felismerés is, hogy a riboszómák (mai tudásunk szerint a sejt fehérjeszintézisének a helyei) szerkezetének egységét Mg jelenléte biztosítja. A Mg-ion számos enzim működését serkenti, aktiválja. Különösen jellemző ez a szénhidrátanyagcsere olyan enzimjeire, amelyek a foszfátcsoport átvitelét katalizálják.

A *mangánhiány* fő levéltünete a klorózis (sárgulás), amely az idős leveleken kezdődik, és a levelek szélétől terjed befelé. Eltérően a vashiánytól, hiányoznak a másodlagos erezetet kísérő keskeny zöld csíkok. A Mn-hiány egyik jellegzetes tünete a hüvelyesek magvában a sziklevelek belső felületén kialakuló nekrózis. A Mn a magnéziumhoz hasonlóan fontos enzimaktivátor, azonban inkább a hidrolízist, dekarboxilációt katalizáló enzimeket aktiválja, így pl. dominál a *Szentgyörgyi–Krebs*-ciklusban szereplő enzimek aktiválásában. Aktiváló szerepe lehet azonban oxidációs-redukciós lépéseket katalizáló enzimekben, a nitrát-asszimilációban és az indolecetsav oxidációjában is.

A *vas hiánya is klorózist okoz*, amely egészen a levelek kifehéredéséig fokozódhat. A tünetek először a fiatal leveleken jelennek meg. Jellegzetes, hogy a másodlagos erezetet hosszú időn keresztül zölden maradó, keskeny csíkok szegélyezik. A levelek kezdetben normális méretűek, nekrózis csak később alakul ki. A klorózis a kloroplaszt-struktúra felbomlásából származik, de ennek igazi okát nem ismerjük. A vas (Fe) fontos enzimek szerkezeti alkotórésze, legtöbbször a klorofillhoz hasonló porfirinvázba beépülve. Az enzimek funkciója különböző; lehetnek elektronszállítók (citokróm-b vagy c), oxigén-aktivátorok (citokróm-oxidáz), hidrogénperoxid-aktivátorok (peroxidázok), vagy hidrogénperoxid lebontók (kataláz). Más esetekben a vas része ugyan az enzimnek, de nem porfirin-struktúrában, pl. a ferredoxinban, amely elektronátvivő enzim, a fotoszintézisben, és a nitrogénfixálásban is fontos szerepe van.

A *réz hiányára* jellemző a különbözően elszíneződő, nekrotikus levelek mellett a hajtáscsúcsok elhalásából és az oldalhajtások kihajtásából származó *seprűszerű habitus.* A gabonafélék fiatal levélcsúcsainak az elfehéredése figyelhető meg. A vashoz hasonlóan a réz (Cu) is különböző enzimek (fenolázok, lakkáz, aszkorbinsav-oxidáz) szerkezeti eleme (l. 5. táblázat). Feltehető hogy a katalízisben (mint a vas néhány vastartalmú enzimben) váltakozó oxidációjával-redukciójával vesz részt.

Könnyen felismerhető a *cinkhiány a megrövidülő szártagok*ról és a *növekedésben visszamaradó levelek*ről. A levelek érközi területei sokszor klorotikusak. A Zn is több enzimnek (l. 5. táblázat) alkotórésze, így a triptofán-szintetáznak, s ezen keresztül az indolecetsavanyagcserére fejt ki hatást. Előfordul más enzimekben is (alkohol-dehidrogenáz, karbonanhidráz), de nem olyan elterjedt, mint a Fe vagy a Cu.

A *molibdén* fő funkciója a nitrát-reduktáz enzimmel kapcsolatos, és hiánytünetei a nitráton nevelt növényeken tulajdonképpen *nitrogénhiány-tünetekkel kombinálódnak.* Jellegzetes különbség a nitrogénhiány tüneteitől, hogy a sziklevelek hosszú ideig zöldek maradnak, míg N-hiánynál a gyors reutilizáció következtében elsárulganak.

A változatos *bórhiány-tünetek* közül kiemelkedik a *csúcs merisztémák abnormalitása vagy elpusztulása,* ami a szár belsejébe terjedő elhalást vált ki (pl. a répa szívrothadása). Gyakoriak a tünetek terméseken is (pl. az alma parásodása). A B a legrejtélyesebb nyomelem, ugyanis eddig nem sikerült kimutatni, hogy valamely enzim alkotórésze vagy aktivátora lenne. Gyakran felvetik, hogy hatását a cukrok transzlokációjában vagy a pektin-anyagcseréjében fejtené ki, de ezek a hatások nincsenek meggyőzően bizonyítva. Bizonyos, hogy

5. táblázat

SPECIFIKUS FÉMTARTALMÚ ENZIMEK

Enzim	Katalizált reakció	Fém
Karbon-anhidráz	$CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$	Zn
Dehidropeptidáz	glicildehidrofenilalanin $\rightarrow NH_3 +$ fenilpiroszőlősav	Zn
Glicilglicin-dipeptidáz	glicilglicin $\rightarrow$ glicin	Zn
Karboxipeptidáz	karbobenzoxilglicil-L-fenilalanin $\rightarrow$ fenilalanin	Zn
Alkoholdehidrogenáz	etanol + DPN $\rightleftharpoons$ acetaldehid + DPNH	Zn
Glutaminsav-dehidrogenáz	glutamát + DPN $\rightleftharpoons$ ketoglutarát + + DPNH + NH_3	Zn
Tejsavdehidrogenáz	laktát + DPN $\rightleftharpoons$ piruvát + DPNH	Zn
Szervetlen pirofoszfatáz	pirofoszfát + $H_2O \rightarrow$ foszfát	Mg
Borostyánkősav dehidrogenáz	borostyánkősav–2H $\rightarrow$ fumársav + 2H	Fe
Kataláz	$2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$	Fe
Peroxidáz	aromatikus aminok oxidációja H_2O_2-dal	Fe
Citokrómok	Elektron transzport	Fe
DPNH-citokróm c reduktáz	citokróm c redukciója DPNH-val	Fe
Urikáz	húgysav + $O_2 \rightleftharpoons$ allantoin + $H_2O_2 + CO_2$	Cu
Tirozináz	tirozin + $1/2O_2 \rightarrow$ dihidroxifenilalanin	Cu
Lakkáz	fenolok $\rightarrow$ orto és para-kinonok	Cu
Aszkorbinsavoxidáz	aszkorbinsav $\rightarrow$ dehidroaszkorbinsav	Cu
Prolidáz	glicilprolin $\rightarrow$ prolin	Mn
Nitrát-reduktáz	$NO_3^- + TPNH + H^+ \rightarrow NO_2^- +$ $+ TPN^+ + H_2O$	Mo
Xanthinoxidáz	xanthin + $O_2 \rightarrow H_2O_2$ + húgysav	Mo
Aldehidoxidáz	acetaldehid + citokróm c (Fe^{+++}) $\rightarrow$ acetát + citokróm c (Fe^{++})	Mo
Hidrogenáz	H_2 + 2 citokróm c (Fe^{+++}) $\rightarrow$ $2H^+$ + 2 citokróm c (Fe^{++})	Mo

a borát-ion képes polihidroxi-komponensekkel komplexeket alkotni, és ez a növényekben is előfordulhat, de a komplex képzés fiziológiai jelentőségét nem ismerjük.

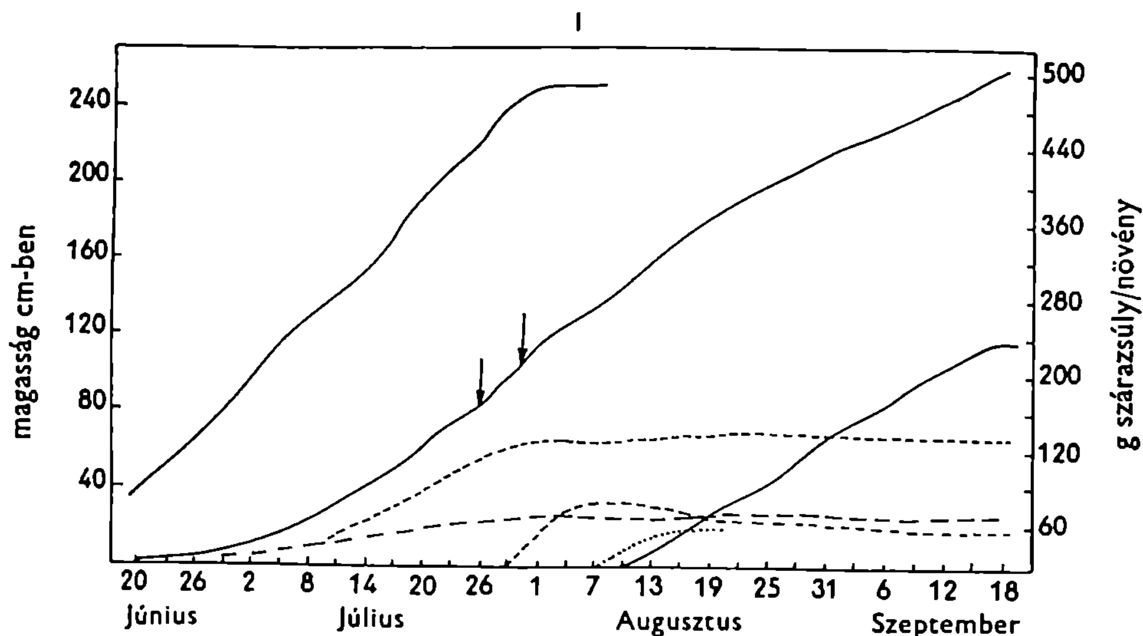
Végül az utolsónak felfedezett nyomelem, a *klór* klorid formájában a legtöbb növényben nagy mennyiségben fordul elő, de ebből csak kevés a nélkülözhetetlen. *A Cl hiánytünete szintén klorózis, továbbá lankadás és a gyökerek növekedésének csökkenése.* Valószínű, hogy a klorid a fotoszintézis folyamatában betöltött szerepe miatt nélkülözhetetlen.

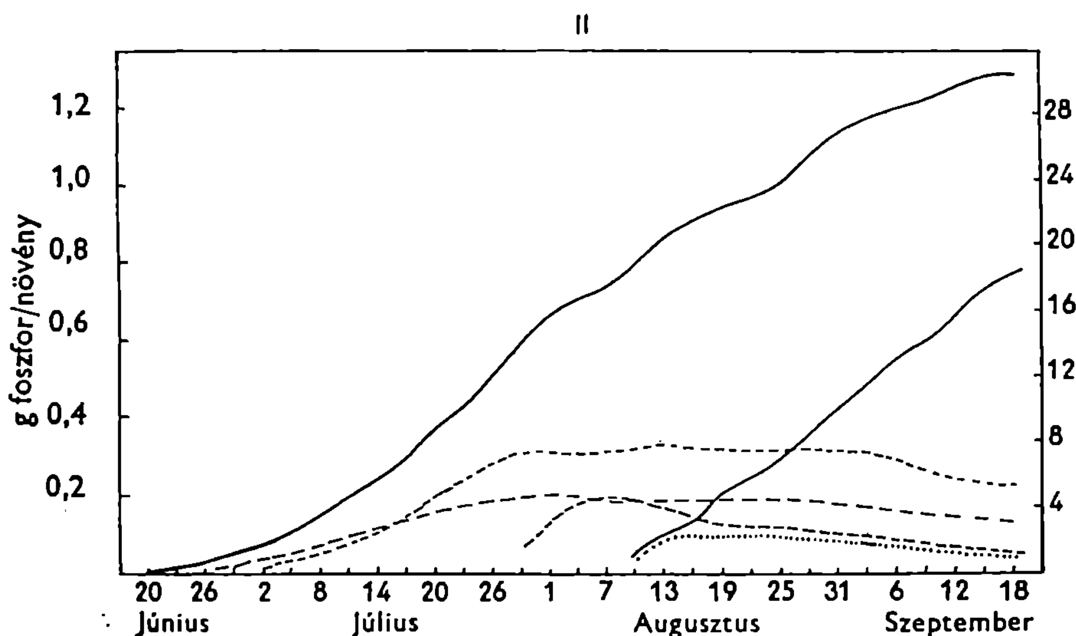
Az elmondottakból kitűnhet, hogy a hiánybetegségek megkülönböztetése a tünetek alapján – nem minden esetben egyszerű feladat. Hozzá kell tennünk, hogy a hiánytünetekhez hasonló elváltozásokat okozhatnak a legkülönbözőbb más tényezők is: klimatikus tényezők (fagy, szárazság, napégés); talajtényezők (savanyútalaj-reakció, rossz levegőzöttség); toxikus komponensek (ipari gázok, toxikus anyagok a talajban, növényvédőszerek helytelen alkalmazása); állati kártevők, vírusos, baktériumos, gombás megbetegedések. Ezért különböző eljárásokat dolgoztak ki az egyes elemek hiányának megbízhatóbb felismerésére, mint pl. indikátornövények használata és a számbajövő elemek közvetlen alkalmazása a növényre. Indikátornövényekként olyanokat alkalmaznak, amelyek a hiánytünetekre érzékenyek, és azokat jellegzetesen mutatják (káposzta- és répafélék, repce, burgonya, alma, egres). A tesztoldatokat permetezéssel vagy fás növénybe „injekció" formájában (a növény törzsébe fúrt nyíláson át adagolva) szokás használni. Általában azt mondhatjuk, hogy valamely hiány diagnózisát csak akkor tekinthetjük megbízhatónak, ha az említett – vagy egyéb – módszerekkel több oldalról megerősítjük.

A növények kvantitatív tápanyagszükségletének a kérdését több oldalról is megközelíthetjük. Kiindulhatunk például abból, hogyan alakul valamely termény összetétele, amikor a növekedés kedvező, és jó termést kaptunk. A tápanyag felhasználását kiszámíthatjuk különböző időszakokra, területegységre stb. Természetesen a különböző termények területegységre számított friss- vagy szárazsúly felhalmozása nagy különbségeket mutat, és ennek megfelelően tápanyag-felhasználásuk is különböző lesz. A 256. ábrában néhány a kukoricára jellemző adatot mutatunk be, amelyet még a gyökérzet néhány adatával szeretnénk kiegészíteni, anélkül hogy részletekbe mennénk. A kukorica gyökérnövekedése – különösen a fejlődés kezdeti szakaszában – gyors. Mire a növények az 1 méter magasságot meghaladják, – a gyökérzet egy 60–90 cm sugarú körben, mintegy 30 cm mélyen behálózza a talajt (257. ábra). Ekkor kezdenek a gyökerek lefelé fordulni. Más gyökerek, amelyek függőlegesen lefelé hatolnak, ebben az időpontban elérik a 120–150 cm mélységet.

A bugahányás időszakára a gyökérzet vízszintes kiterjedése meghaladhatja az 1 métert, míg lefelé – kedvező talajviszonyok között 150–240 cm hosszúságot érhet el. A kvantitatív adatok szerint a gyökérzet szárazsúlya hektáronként elérheti a 2500 kg-ot. A mélységi eloszlás természetesen a talajviszonyoktól függően erősen változik. Egy tipikus esetben a gyökerek 70%-a volt a felső 25 cm-ben, 20% volt 25–75 cm mélységben, és a maradék 10% volt ez alatt. A gyökérzet számított felülete is igen nagy, pl. egy 4 hónapos rozsnövény gyökereinek összes felülete meghaladja a 600 m^2-t. A 256. ábra adataiban nincs belefoglalva a gyökérzet nitrogén-, foszfor- és káliumtartalma, ez azonban nem valószínű, hogy nagy számítási hibát okozna. Néhány elem kivételével (pl. Na, Fe) a gyökerek összetétele nagyjából megegyezik a hajtásokéval.

A tápanyag-felhasználásból kiinduló számítások csak egészen általános képet adhatnak a tápanyagszükségletről, ugyanis a felhasználás az optimálisnál több vagy kevesebb is lehet. Még inkább téves az a – mezőgazdasági irodalomban eléggé elterjedt – nézet, amely valamely növény meghatározott termésének eléréséhez szükséges műtrágya-utánpótlás mennyiségét a termény átlagos összetételéből akarja kiszámítani. Az a faktor, amely megadja, hogy egy termény tápanyagfelvétele milyen mértékben származik a talajból és az alkalmazott műtrágyából – széles határok közt változik, és még egy adott esetre vonatko-

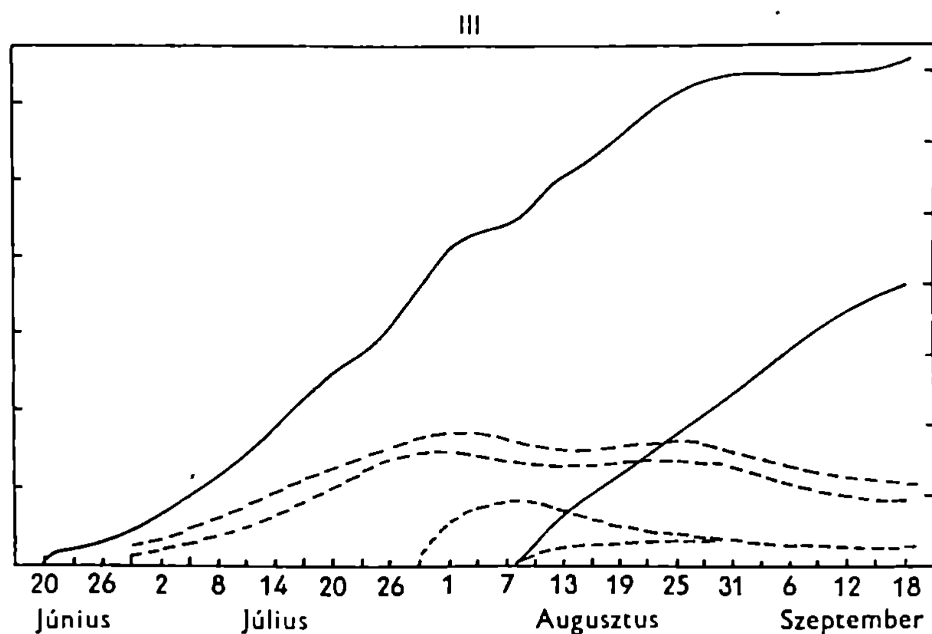


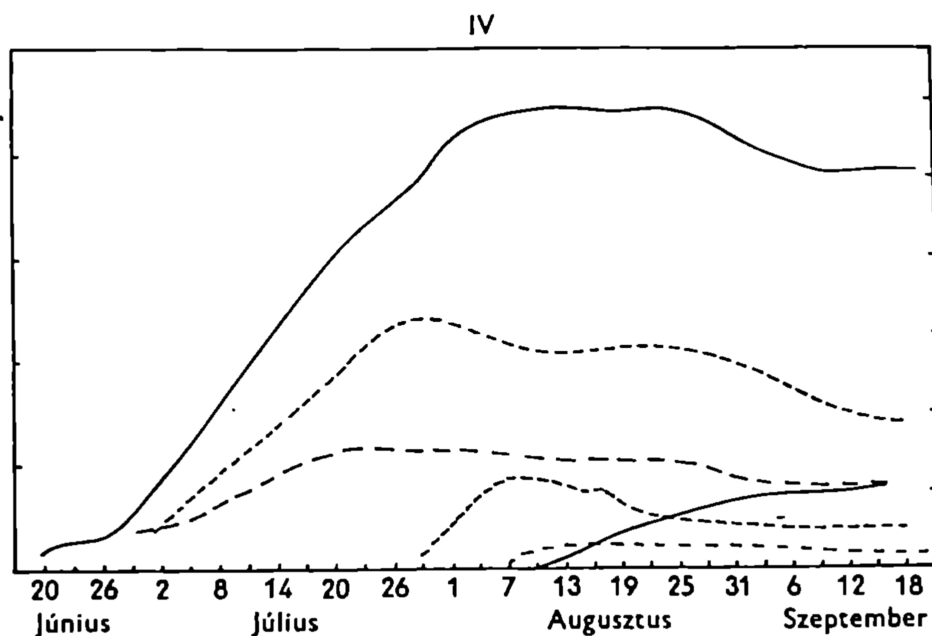


256. ábra. A kukorica növekedése, szárazsúly-gyarapodása, és a nitrogén, foszfor, valamint a kálium felhalmozódása (I–IV) a növény különböző részeiben (*Nelson* nyomán)

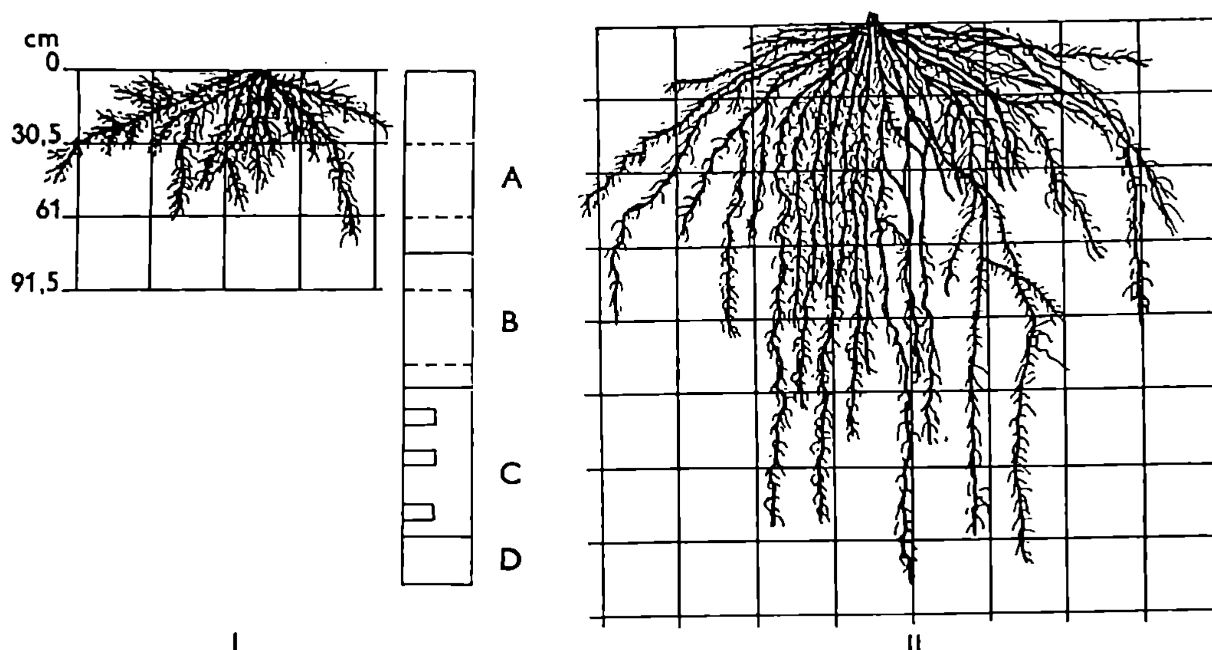
zóan sem könnyű kísérletileg meghatározni (pl. minél több műtrágyát adunk annál kisebb lesz a talajból hasznosított hányad).

A tápanyagszükséglet jellemzésére a másik lehetséges kiindulási alap az a minimális oldat-koncentráció, amelyből az még kielégíthető. A növények nevelésére használt tápoldatok átlagos összetétele 1–3 ezrelék közt szokott lenni, és a makroelemekben általában 1–10 m. ekvivalens/l koncentrációjú. Ez a viszonylag magas koncentráció azonban nem jellemzi jól a tényleges szükségletet, és inkább az állandó koncentráció és pH biztosítására szolgál. Ha az állandó koncentrációt nagy mennyiségű tápoldattal vagy állandó





keveréssel és áramoltatással biztosíthatjuk, akkor valószínű, hogy a kísérleti növények az előző oldatoknál százszor hígabb oldatokból is fedezhetik szükségletüket. Mint látni fogjuk, a növények egyik ionfelvételi folyamatának sebessége már mintegy 0,1 m. ekvivalens/l koncentrációjú oldatokban telítődik. Mivel azonban hosszabb tartamú kísérletekből származó adatok nem állnak rendelkezésünkre, nem tudjuk megmondani, hogy az optimális növekedéshez esetleg éppen ez a határérték szükséges-e, vagy még ennél alacsonyabb koncentráció is elégséges. A következő fejezetben fogunk foglalkozni a talajoldat egyensúlyi koncentrációjával és azzal a kérdéssel, hogy a talajban a gyökerek körül egyensúlyi koncentrációjú talajoldat van-e. Gyakorlati célokra nem látszik célszerűnek a külső oldat



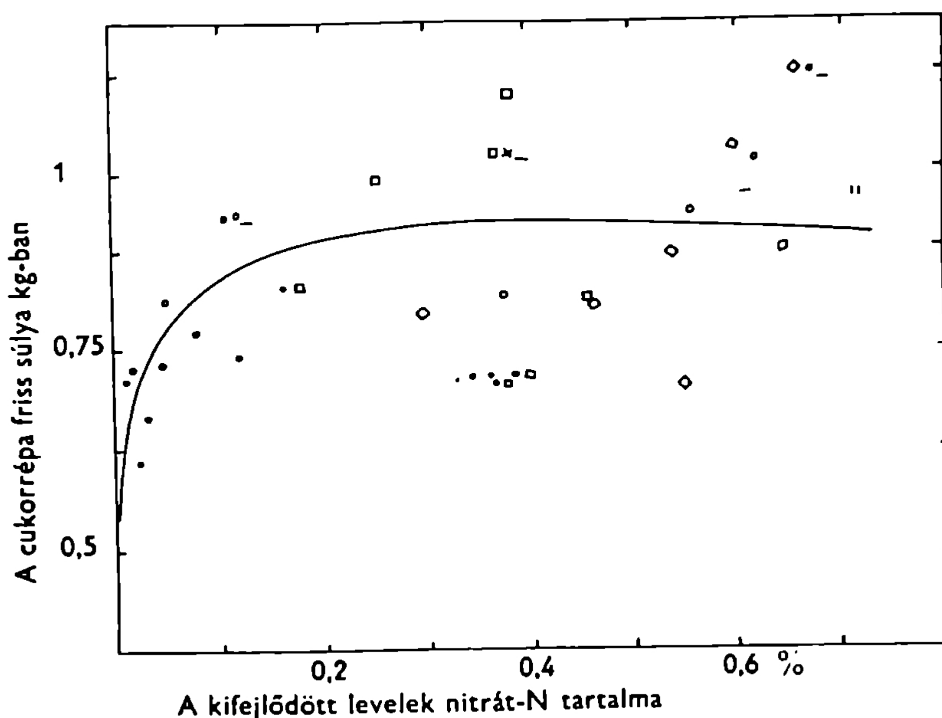
257. ábra. A kukorica gyökérzetének eloszlása egy tipikus talajprofilban: I. hathetes növény; II. teljesen kifejlett növény (*Nelson* és *Black* nyomán). Az A-szint a talaj maximális biológiai aktivitású rétege, amelytől az alacsonyabb aktivitású B-szintet rendszerint színe, szerkezete, szerves és szervetlen összetétele különbözteti meg. A C-szintre a talajképződés folyamatai kevéssé hatnak, míg a D – réteg a változatlan alapkőzetet jelenti

koncentrációjából kiindulni, mert nem tudjuk kiszámolni, hogy egy adott műtrágyázással a talajoldat koncentrációját milyen mértékben emeljük, és hogy ez a lokalizált, egyenlőtlen koncentráció-emelkedés hogyan oszlik el a gyökérzet felvételben aktív felületén.

Végül a harmadik, jelenleg legeredményesebb irányzat a szükségletet a növények belső koncentrációjával jellemzi. A harmincas évek közepe óta tudjuk, hogy valamely tápanyag belső koncentrációjának az emelésével (a többi tápanyagot nem limitáló mennyiségben alkalmazva) a növekedés kezdetben lineárisan emelkedik, majd az emelkedés fokozatosan lassul, és végül szinteződik (258. ábra). A görbe átmeneti szakaszát szokták tápanyag-koncentráció kritikus területének nevezni. Általánosságban azt mondhatjuk, hogy egy növény tápanyagszükséglete akkor van mennyiségileg kielégítve, ha a növény összetétele megfelel a kritikus tápanyag-koncentrációnak. Például az almalevelek kritikus tápanyag-koncentrációi a fő tápanyagokban a következők (szárazsúly %-ban):

N	P	K	Ca	Mg
2,16 ± 0,2	0,22 ± 0,04	1,45 ± 0,32	1,27 ± 0,3	0,30 ± 0,06

Bár a belső koncentráció és a növekedés összefüggése egészen általános gyakorlati tapasztalat, mégis ismeretes néhány látszólagos kivétel. Egyes nyomelemek (cink, réz) fokozatosan emelkedő adagolásakor a termés emelkedésével a belső koncentráció egy ideig nem emelkedik, sőt csökkenhet. Ez a jelenség azzal hozható kapcsolatba, hogy megfigyelések szerint a különböző elemek hiányakor a növény arányai is megváltoznak, és az egyes elemek felhalmozódása nem egyenletes a növény különböző szöveteiben, szerveiben. Ha mindig a növény azonos szervét, szöveteit vesszük figyelembe, akkor ezek az el-



258. ábra. A cukorrépa növekedésének függése a levélnyelek összetételétől (*Ultrich* nyomán). A kritikus nitrát-N tartalom, amely alatt a növekedés korlátozódik: kb. 0,1%

térések megszűnnek. A növény arányainak a változása azonban azt eredményezi, hogy a görbe pontos lefutása a kísérleti növénytől (és sok más körülménytől) is függeni fog, tehát nem lehet általános formában, matematikailag megfogalmazni. Gyakorlati szempontból a legtöbb esetben nem a maximális friss- vagy szárazsúly elérése az előnyös, hanem a maximális és ugyanakkor jóminőségű „*termés*" elérése. „Termésen" a növény egészen különböző részeit: a magot, a termést (botanikai értelemben), a gyökeret, a módosult hajtást stb. értjük, és az összetételben is egészen különböző sajátságok értékesek (keményítő, fehérje, alkaloida, illóolaj). Gyakran egy növénynek különböző részeit használják fel, vagy ugyanazt a részt más-más célokra. A mezőgazdasági gyakorlat szempontjából tehát olyan belső koncentrációk lehetnek előnyösek, amelyek a kritikus koncentrációtól eltérnek (annál rendszerint alacsonyabbak).

Nincs lehetőségünk arra, hogy részletesen tárgyaljuk a kritikus koncentráció-értékeket befolyásoló sok tényezőt. Tudjuk például, hogy valamely elem kritikus koncentrációját egy másik elem jelenlevő mennyisége befolyásolhatja (pl. a foszfortartalom a kritikus N-koncentrációt). Ezek a hatások azonban rendszerint nem olyan mértékűek, hogy lehetetlenné tennék annak eldöntését: a növény tápanyagszükséglete ki van-e elégítve vagy sem. Valamely növény analízise a kritikus tápanyag-koncentráció koncepció alkalmazásával lehetővé teszi annak megállapítását, hogy egy termesztési területen milyen az átlagos tápanyag-ellátottság, továbbá hogy bizonyos termesztési, trágyázási gyakorlat azt kedvező irányban befolyásolja-e. Egyedül a növény analíziséből azonban nem számolható ki, hogy egy adott műtrágya alkalmazására milyen összetétel-változás következik be, mennyit kell adni a kritikus koncentráció eléréséhez, és hogy az első hiányban levő elem szükségletének kielégítésével milyen más elemmel való ellátás válik limitálóvá.

TÁPANYAGOK A TALAJBAN

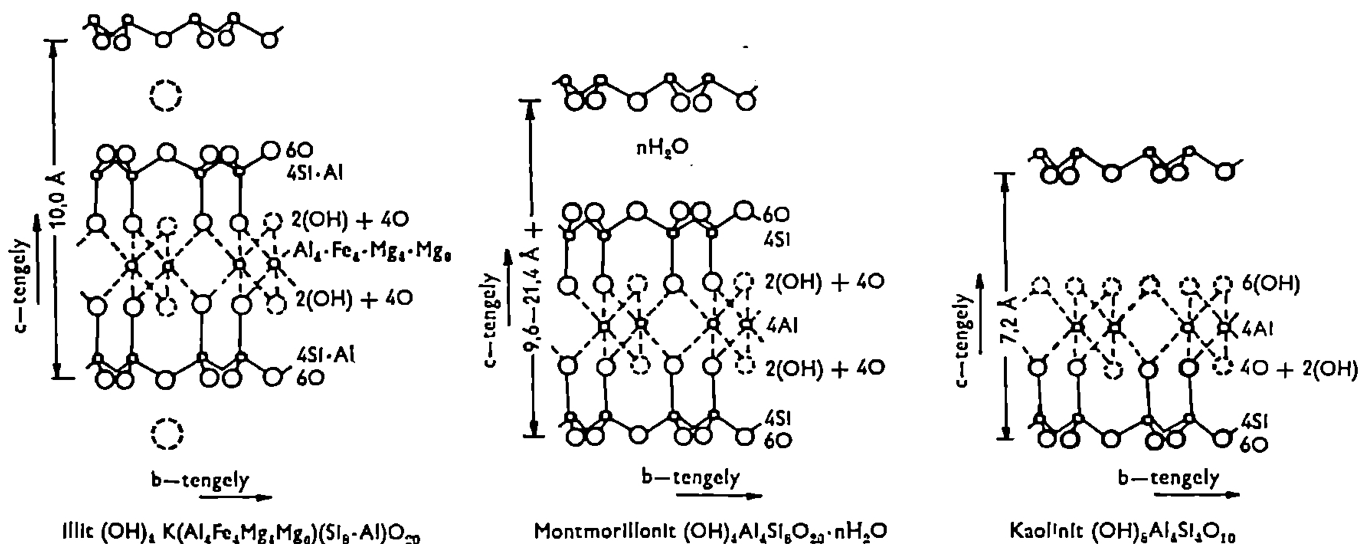
TALAJOLDAT KELETKEZÉSE A TALAJ SZILÁRD FÁZISÁBÓL

A talajoknak az alapkőzetből való kialakulásában az éghajlat tényezői (csapadék, hőmérséklet stb.), a domborzat, és nem utolsósorban a növényzet játszanak döntő szerepet. Némely tápanyag hiányáért vagy káros koncentrációjáért a kialakuló talajban közvetlenül a talajképző alapkőzet összetétele felelős, más esetekben azonban ez inkább a talajképző folyamatokra vezethető vissza.

A talajképződés folyamatában a kőzetek felaprózódása, kilúgozódása, átalakulása a talaj agyagfrakciójának (0,002 mm-nél kisebb átmérőjű részek összességének), a kialakulásához vezet. Az agyag mellett a talaj változó mennyiségben durvább szemcsés vázrészeket is tartalmaz; mindezek együttesen alakítják ki a talaj szerkezetét. A mérsékelt és hideg éghajlat alatt az agyagfrakció túlnyomó részét szilikát agyagok építik fel; ezek mellett trópusi klímában vas- és alumíniumhidroxidok is előfordulnak. Amikor a talajoldat keletkezését a növények táplálkozása szempontjából vizsgáljuk, akkor elsősorban az agyagásványok és a talajoldat összetétele közti összefüggéseket kell meghatároznunk.

Bár igen nagyszámú talajtípust írtak le, – bennük tulajdonképpen csak az agyagásványok három-négy fő típusával találkozunk: a *montmorillonit*tal, az *illit*tel, a *kaolinit*tel, és a *vermikulit*tal. Ezek kristályszerkezetében a szilícium, alumínium, hidrogén, oxigén, kálium és magnézium fordulnak elő szabályszerűen.

Valamennyi agyagásvány lemezes szerkezetű, hidratált alumíniumoxid- és szilíciumdioxid-rétegekből épül fel (259. ábra); a különbségek csak a rétegek arányában vannak. Az illit-kristályban egy hidratált alumíniumoxid-réteg helyezkedik el, két réteg szilíciumoxid közt. A szomszédos szilíciumdioxid-rétegeket a köztük elhelyezkedő kálium-ionok tartják össze. Ezek a K-ionok kicserélhetők, kimoshatók, amikor is az illit montmorillonittá alakul. A montmorillonitnak speciális sajátsága, hogy a szilíciumdioxid-rétegek közt



259. ábra. Az agyagásványok szerkezete (*Thompson* nyomán). A C-tengelyen az adatok Angström-egységben vannak megadva. Az illitben és montmorillonitben a Si helyett Al lehet, az Al helyett pedig Fe vagy Mg

változó mennyiségű víz helyezkedhet el, és így a kristály térfogata a víztartalommal változik. A vermikulit az illithez hasonló, de részben hidratált, és a szomszédos szilíciumdioxid-rétegek közt magnézium vagy magnézium és kalcium van. Végül a legegyszerűbb szerkezetű agyagásvány a kaolinit váltakozó hidratált alumíniumoxid- és szilíciumdioxidrétegekből áll.

Bizonyos atomok helyettesíthetik egymást az agyagásványok kristályrácsában, pl. az alumínium helyettesíteni tudja a szilíciumot. A helyettesítéskor egy negatív vegyérték szabaddá válik, amely egy kationt köt le. A montmorillonit ilyen helyettesítések révén nagy kation-kicserélő kapacitással rendelkezhet. Ez a helyettesítési jelenség adja az agyagásványok ioncserélő kapacitásának a második részét.

A kicserélő kapacitás harmadik része az agyagkristályok felületének, éleinek viselkedéséből adódik. Feltételezik, hogy a felületi hidratált szilíciumdioxid-csoportokból hidrogén-ionok, az alumíniumhidroxid-csoportokból pedig hidroxil-ionok disszociálnak le, úgyhogy végül egyenlő mértékű kation- és anion-kicserélő kapacitás jön létre. Ez a folyamat különösen fontos a kaolinit esetében, míg a másik két agyagásványnál az eredeti K-tartalomból, illetve a helyettesítéssel kötött kation-tartalomból származik a kicserélő kapacitás nagyobb része.

Az agyagásványok mellett a humusztartalom adja a talajok ioncserélő kapacitásának másik részét. A humusz nem egységes kémiai anyag, hanem a talaj nagyon ellenálló szerves frakciójának elnevezése. Részben a magasabbrendű növények lignin-anyagaiból származik, részben mikrobiális eredetű; mintegy egyharmad része fehérje vagy fehérjeszerű vegyület. Mint az agyagásványoknál, úgy a humusz esetében is a kicserélő kapacitás nagyobb része kation-kicserélő kapacitás.

Egy talaj összes kicserélő kapacitása agyag- és humusztartalmától és az agyagot alkotó ásványok milyenségétől függ. Tájékozódásul szolgálhatnak a következő adatok:

	kationcserélő kapacitás milliekvivalens/100 g
Humusz	200
Vermikulit	150
Montmorillonit	100
Illit	30
Kaolinit	10

Egy tipikus mérsékelt égövi talajban mindhárom agyagásvány előfordul, s keverékük 100 g-onként mintegy 60 milliekvivalens kapacitással rendelkezik. Egy 20% agyag- és 4% humusztartalmú talaj – ezekből az adatokból kiindulva – 20 milliekvivalens/100 g kicserélő kapacitású. A kicserélő kapacitást túlnyomórészt kalcium-, kisebb részben magnézium- és kálium-ionok foglalják el. Eltekintve a lúgos p_H-jú talajoktól, a kicserélő kapacitásnak legfeljebb 80%-át köti le az említett három ion, és a maradékot hidrogénionok teszik ki. Normális körülmények közt a kicserélő kapacitásban nagyon kevés nátrium- és ammónium-ion is helyet kap, vassal és más nehézfémekkel együtt. Az egyes agyagásványok által megkötött kationok arányában kisebb különbségek vannak, pl. a montmorillonit viszonylag erősebben köti a kalciumot, mint a kaolinit. A talaj csekély anion-kicserélő kapacitását foszfát- és hidroxil-ion foglalja el.

Az agyagásványok és a humusz kicserélő kapacitása által kötött ionokon kívül más forrásai is vannak a talajoldatba jutó ionoknak. A nitrogén túlnyomó része szerves formában van, és abból mikrobiológiai folyamatok révén a talajoldatban maradó nitráttá, vagy a kisebb mértékben a talaj-kolloidokon adszorbeálódó ammónium-ionná alakul. A foszfor

(és kén) is szerves és különböző szervetlen formákban található meg a talajban. A nyomelemek legtöbbje az ásványi és kicserélhető formák mellett szerves és szervetlen komplexeket is alkot. A talajok ásványtani tanulmányozása az utóbbi években sok új eredményt hozott, azonban ezek ismertetése túlságosan messze vezetne.

Szempontunkból elegendő, ha a talajt úgy tekintjük mint egy sorozat kevéssé oldható komponens-összességét, amelyek mind egyensúlyra „törekszenek" a talajoldattal. Ezt az egyensúlyt a növényzet (vagy a kilúgozódás) állandóan felborítja, és amint a gyökerek egy bizonyos talajoldat-térfogatból az ionokat elhasználták – oldódási és deszorpciós reakciók indulnak meg.

A talajoldat koncentrációja – a talajok változatos összetétele és számos tényező közrejátszása miatt – természetesen nagy különbségeket mutat, azonban általánosságban azt mondhatjuk, hogy a kationok rendszerint millimolos vagy 0,1 mM-os, a foszfát ennél egy-két nagyságrenddel alacsonyabb koncentrációban fordul elő.

Talajoldat jellemző összetétele

	millimol
Ca	0,5–38
Mg	0,7–100
K	0,2–10
Na	0,4–150
N	0,16–0,55
P	0,001–1
S	0,1–150
Cl	0,2–230

A nyomelemekre nem tudunk jellemző talajoldatszinteket megadni; az összes mennyiség a következő értékek közt szokott lenni; mangán 200–3000 ppm (milliomod rész); réz 2–10 ppm; cink 10–300 ppm; bór 2–100 ppm; molibdén 0,2–5 ppm. Emlékeztetünk arra, hogy mint a 257. ábrában láttuk, a legtöbb talaj jellegzetes réteges szerkezetű; összetétele – és ennek megfelelően a talajoldat – a talajprofil mentén változó. Jelenleg nem rendelkezünk eléggé széles körű adatokkal, hogy általánosítani tudnánk: milyen mértékben hasznosítják a különböző növények növekedésük-fejlődésük függvényében a különböző rétegek tápanyagait. Tudjuk, hogy a tápanyagban gazdag talajrétegekben a gyökérzet erősebben elágazik, és valószínű, hogy a rétegek felhasználható vízkészlete fontos tényező az ásványi anyagok hasznosításában is.

Eltekintve ezektől a komplikáló tényezőktől, ha a talajoldat keletkezését a talaj szilárd fázisából kvantitatíve akarjuk tárgyalni, a folyamat három állapotjelzőjét kell ismernünk: a talajoldat *egyensúlyi koncentrációját*, a felhasználható *teljes készletet* és végül, hogy ez *a készlet milyen sebességgel juthat oldatba.* Tulajdonképpen két összefüggést kell megvizsgálnunk: a talajoldat megújulásának sebességi egyenletét, valamint az egyensúlyi koncentráció és a felhasználható teljes készlet viszonyát. Az utóbbin általában a viszonylag könnyen oldatba hozható ionmennyiséget értjük, és nem a talaj hosszú idő alatt feltárható készletét.

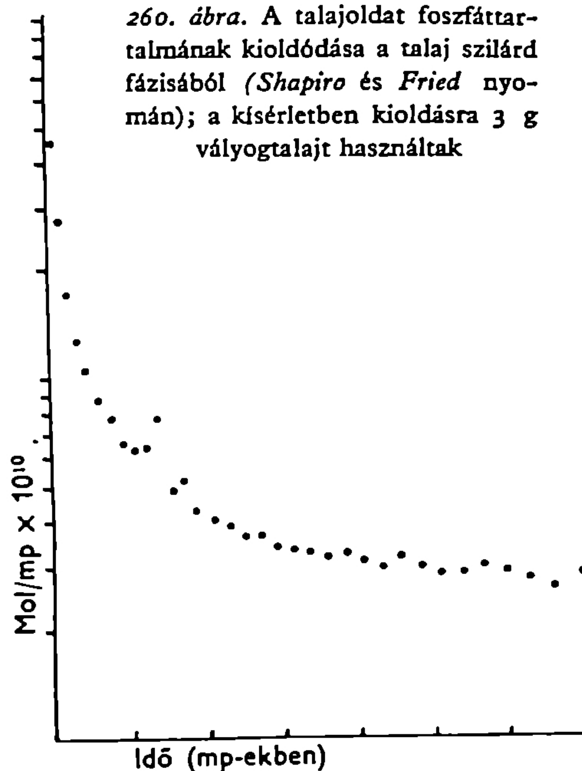
Ha a talaj vízzel kerül össze akkor anyagának egy része oldódik *(deszorbeálódik)*, amíg az egyensúlyi koncentráció beáll. A reakció sebességét a folyamat különböző lépéseinek aktivációs energiái, a talajrészecskéket körülvevő oldatrétegén keresztül történő diffúzió sebessége, valamint a részecskék összes felülete határozza meg.

Egy szilárd komponens feloldása kémiailag elsőrendű reakciónak tekinthető, amin azt értjük, hogy a sebesség a reakcióba lépő komponens koncentrációjával arányos. (Esetünk-

ben ez megfelel az egyensúlyi oldat koncentrációjának.) Ha talajt kis mennyiségű vízzel gyors egymásutánban extrahálunk, majd féllogaritmikus grafikonpapíron ábrázoljuk a kivont ion mennyiségét, akkor – elsőrendű kémiai reakcióról lévén szó – egyenest kellene kapnunk, ha a kérdéses ion a talaj szilárd fázisában csak egyetlen formában fordulna elő. A valóságban minden ion különböző oldékonyságú anyagokban található a talajban, ezért az oldódási időgörbe több egyenesre bontható (260. ábra).

Ha az extraháló oldat mennyiségét nem távolítjuk el – az oldódás fokozatosan lelassul, míg végül megkapjuk az egyensúlyi koncentrációt. Ez esetben a sebesség az egyensúlyi ($c\infty$) és az aktuális (c) koncentráció különbségével arányos. (A képletben k = az ún. sebességi konstans.)

$$\frac{dc}{dt} = k\,(c\infty - c)$$



260. ábra. A talajoldat foszfáttartalmának kioldódása a talaj szilárd fázisából (*Shapiro* és *Fried* nyomán); a kísérletben kioldásra 3 g vályogtalajt használtak

Megjegyezzük, hogy a sebességi egyenlet szigorúan véve csak akkor érvényes, ha a diffúzió sebességkorlátozó hatását erős rázással megszüntetjük.

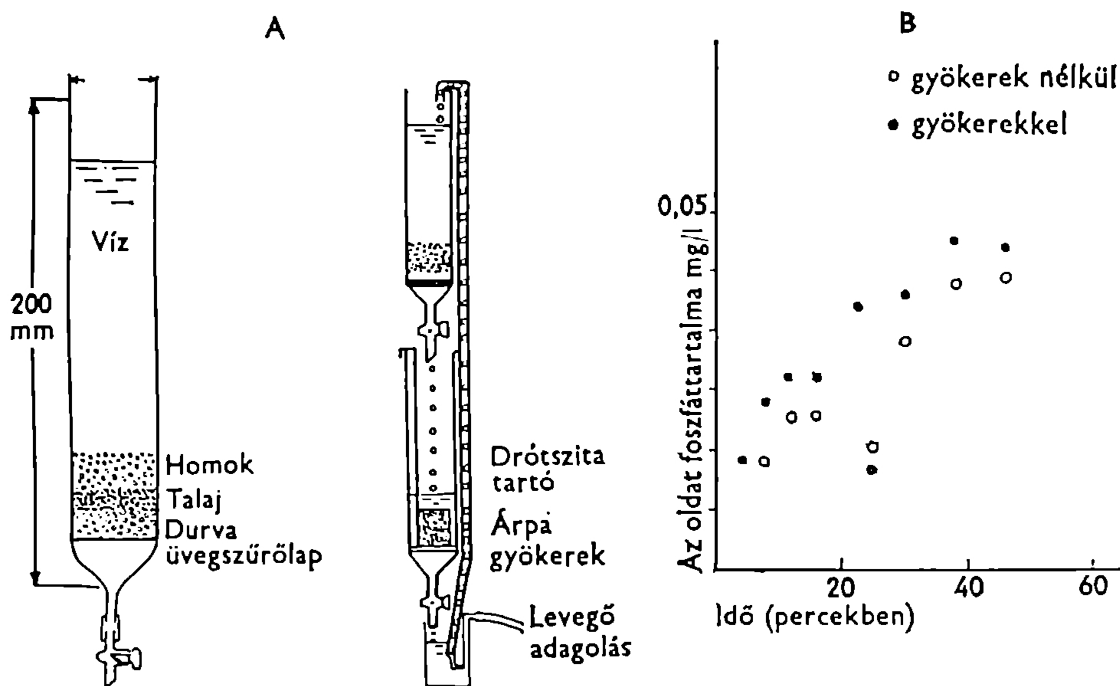
Mivel a talajoldatban a foszfát koncentrációja nagyon alacsony, a kutatókat különösen az a kérdés foglalkoztatta: elég gyorsan oldódik-e ez az ion ahhoz, hogy a talajoldatban egyensúlyt érjen el a szilárd fázissal. Létrehoztak olyan egyszerű berendezést, amelyben egy talajrétegen keresztül víz cirkulál (261. ábra). Meghatározták a foszfor koncentrációváltozását, és azt tapasztalták, hogy nem lesz alacsonyabb, ha a berendezésbe meghatározott mennyiségű árpagyökeret is beiktatnak, mivel az árpagyökerek foszfátfelvétele a talajoldat koncentrációján sokkal lassúbb, mint a foszfát oldódása a talaj szilárd fázisából. Ez a kísérlet tehát arra mutat, hogy a szilárd fázis és a talajoldat érintkezésénél az egyensúlyi koncentráció valószínűleg mindig fennáll.

A talajoldat kialakulásának időgörbéje kvalitatíve jelezheti, hogy a kérdéses ion egy vagy több komponensből megy-e oldatba, és utalhat a felhasználható készlet teljes nagyságára is. Annak meghatározásához azonban, hogy bizonyos mennyiségű ion elvonása vagy a talajhoz történő hozzáadása után milyen koncentráció várható, szemügyre kell vennünk, az egyensúlyi talajoldat koncentrációja és a felhasználható összes készlet nagysága közti összefüggéseket.

Ezek az összefüggések lényegileg leírhatók egyensúlyi adszorpciós-deszorpciós egyenletekkel (pl. *Langmuir* egyenletével), de nehézséget okoz az, hogy a talajban több, különböző mértékben kötött készlet van. Ezek elkülönítésére alkalmasabb a következő egyenlet:

$$M_{(talaj)} = -K_m \frac{M_{(talaj)}}{M_{(oldat)}} + \Sigma M_{(talaj)},$$

ahol $M_{(talaj)}$ a talajban adszorbeált valamely ion mennyisége 1 g talajra vonatkoztatva; $M_{(oldat)}$ a koncentráció a talajoldatban; $\Sigma M_{(talaj)}$ az adszorbeált ionok összes mennyisége,



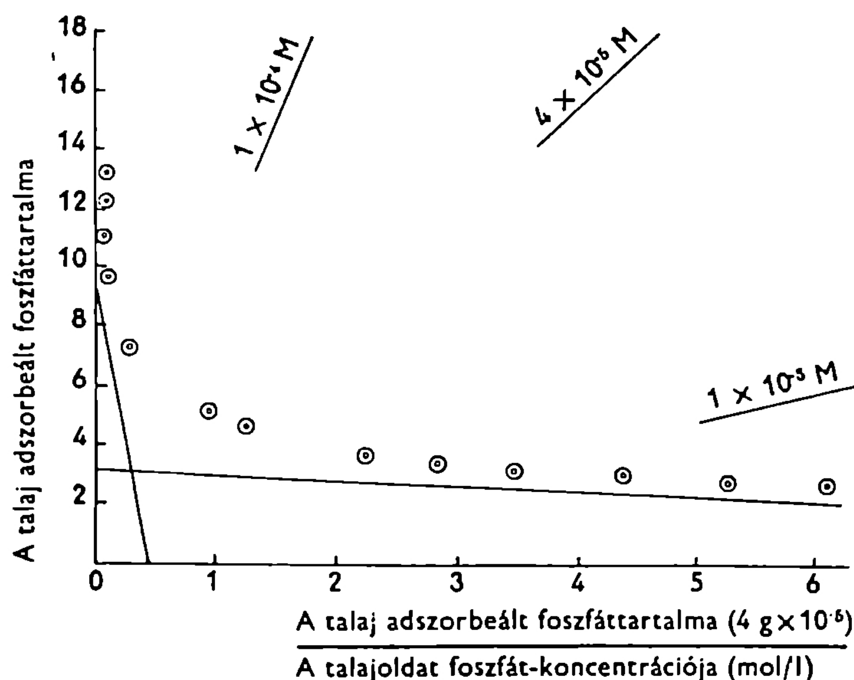
261. ábra. Berendezés a talajoldat képződésének tanulmányozására (A), és a gyökerek hatása a talajoldat koncentrációjára (B) (*Fried* nyomán)

amikor az összes adszorpciós hely telítve van; és K_m az ionok disszociációs konstansa a tanulmányozott rendszerben.

Az egyenlet alkalmazhatóságának a kipróbálására a talaj egy meghatározott mennyiségét változó koncentrációjú oldattal rázatjuk az egyensúly beálltáig, és meghatározzuk az oldatban kialakuló koncentrációt. A talaj által megkötött mennyiséget

$$\frac{\text{a megkötött mennyiség}}{\text{egyensúlyi koncentráció}}$$

törttel szemben ábrázolva *egyenest*, vagy ha több különböző mértékben kötött készlet van jelen, *jellegzetes görbét* kapunk. Ez grafikusan felbontható az alkotó egyenesekre (262. ábra), s meghatározható a készletek nagysága és kötődésük mértéke. Például a bemutatott vizsgálatban azt kapták, hogy a talaj két foszfátkészletet tartalmaz: egy erősebben és egy gyengébben kötöttet. Az erősebben kötött foszfát mennyisége 8 mM/kg talajnak felel meg, és olyan erősen kötődik, hogy már 0,002 millimolos foszfátoldatból félig telítődik (K_m-je 0,002 mM), a gyengébben kötődő mennyisége pedig 23 mM/kg és a fél telítést 0,2 mM-nál éri el. Az adatokból levonható az a következtetés, hogy a kérdéses talaj felhasználható foszfátkészlete 50—65%-ának az elvonása esetén sem esik a talajoldat koncentrációja 0,1 mM alá. (Mint később látni fogjuk, ennél a koncentrációnál a növények gyökerei egyik foszfátfelvevő rendszere még maximális sebességgel működhet.) További foszfátfelhasználás azután a talajoldat koncentrációjának hirtelen csökkenését eredményezi, míg végül a felvehető foszfor kisebb része 0,01 mM alatti talajoldatból hasznosulhat. Kiszámítható (legalábbis elméletileg, mivel a gyakorlati megvalósítást számos tényező bonyolítja), hogy egy bizonyos talajoldat-koncentráció eléréséhez milyen mennyiségű iont kell a talaj felvehető készletébe bevinnünk.



262. ábra. Összefüggés a talaj adszorbeált foszfáttartalma és a talajoldat foszfát-koncentrációja között (*Fried* nyomán)

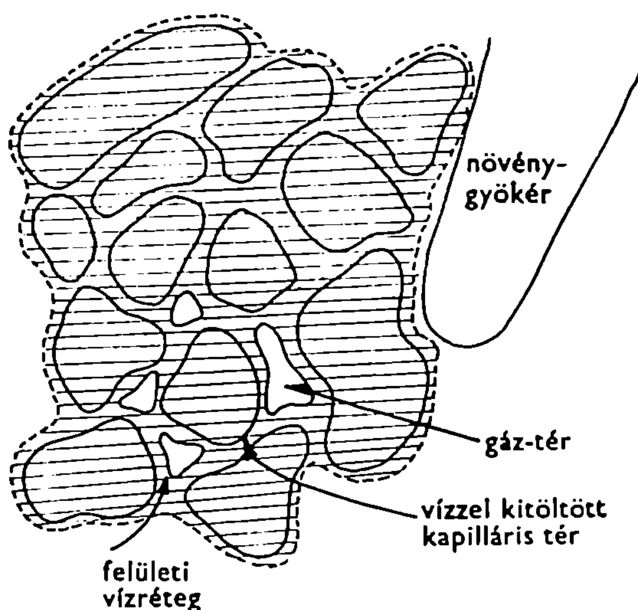
AZ OLDOTT ANYAGOK VÁNDORLÁSA A GYÖKÉRSEJTEK FELÜLETÉHEZ

A talajrészecskék felületén kialakult egyensúlyi oldatból az ionoknak el kell jutni a gyökérsejtek felületéhez. Az ionoknak a gyökérhez történő vándorlásában két fő folyamat játszik szerepet: a *diffúzió* és a *talajoldat áramlásával* való mozgás (mivel a gyökerek egyidejűleg vizet is vesznek fel, közelükben a talajoldatot mozgásba hozzák). Mint látni fogjuk: bár kétségtelen, hogy mindkét folyamat közrejátszik a gyökerek ionokkal való ellátásában, de szerepük pontos kvantitatív értékelését jelenleg még nem tudjuk megadni, olyan sok – részleteiben kevéssé ismert – tényezőtől függ.

Ha egy színes festékszemcsét vagy színes oldatot adó sókristályt vízbe teszünk, majd az oldatot rázkódásmentes helyen állni hagyjuk, akkor közvetlenül is megfigyelhetjük, hogy a színes anyagok hosszabb idő múlva az egész oldatban egyenletesen oszlanak el. Az eloszlás (vagyis a diffúzió) az oldószer és az oldott anyag molekuláinak és ionjainak a hőmozgásából származik. Ez a hőmozgás minden irányban egyenletes, és nettó anyagvándorlás csak abban az esetben következik be, ha az oldatban koncentráció-különbség van. Ekkor a diffúzió sebességét *Fick* törvénye határozza meg:

$$dm = -D \cdot A \cdot \frac{dc}{dt} \cdot dt,$$

amely egyenletben *dm* a *dt* idő alatt diffundáló anyag mennyisége; *dc/dt* a koncentráció-grádiens, amelynek hatására a diffúzió történik; *A* az a sík keresztmetszeti terület, amelyen



263. ábra. A talajoldat elhelyezkedése a talaj szerkezetében (*Thompson* nyomán)

keresztül a diffúzió történik; és végül *D* a hőmérséklettől, az oldott anyagtól és az oldószertől függő állandó: *diffúziós koefficiens.* (A negatív előjel azt fejezi ki, hogy a diffúzió a koncentráltabb oldatból a hígabba történik.) Az előző egyenletből következik, hogy a diffúzió sebessége egyenesen arányos a koncentráció-különbséggel, amely következménnyel később, a gyökérsejtek ionfelvételének tárgyalásakor találkozni fogunk.

A diffúzió-egyenlet az előző, egyszerű formájában sík felületen keresztül történő diffúzió leírására alkalmas. Van azonban az egyenletnek általánosabb formája, amely tetszés szerinti felületre is megoldható, pl. pontszerű forrásból gömbfelület irányába széttartó vagy hengerpaláston keresztül történő diffúzióra. Az utóbbi eset szempontunkból különösen érdekes, mivel *a henger alakú gyökér körül* a diffúziónak ezzel az esetével találkozunk (263. ábra).

A káliumklorid diffúziós konstansa vízben, 20 C°-on:

$$1{,}6 \cdot 10^{-5}\ cm^2 \cdot sec^{-1}.$$

Ezzel az értékkel számolva meghatározható, hogy egy *r* sugarú káliumklorid- (KCl) oldathengerből mennyi idő alatt diffundál ki a külső vízbe a KCl meghatározott mennyisége (vagy ami ezzel egyenlő: egy külső egyenletes koncentrációjú oldatból mennyi idő alatt töltődik fel egy kezdetben csak tiszta oldószert tartalmazó henger).

6. táblázat

	A henger sugara:			
	10 mikron	100 mikron	1 mm	1 cm
50% változás	4 msec	0,4 sec	40 sec	4 000 sec
90% változás	21 msec	2,1 sec	210 sec	21 000 sec

A sók diffúziójának sebességét vizes oldatban a sókból keletkező, leglassabban diffundáló ion határozza meg, mivel az ellentétes töltésű ionok diffúzió közben nem válhatnak el lényegesen egymástól. A diffúzió sebessége a hőmérséklettel arányosan emelkedik, a hőmérsékleti koefficiens (a sebesség emelkedése 10 C° hőmérséklet-növekedéssel) vizes oldatokban 1,2 körül van. Itt mutathatunk rá azonban arra, hogy ez az alacsony hőmérsékleti koefficiens nem minden körülmények közt jellemző a diffúzióra. Mint látni fogjuk, az élő sejtek felületét bimolekuláris lipoid hártya borítja. Egy ilyen membránon ke-

resztül történő diffúzióhoz az szükséges, hogy a diffundáló részecske bizonyos sebességgel (kinetikus energiával) ütközzön a membránba a lipoid molekulák közti „összetartás" legyőzésére, és ez lényegesen nagyobb lehet, mint az illető hőmérsékletre jellemző átlagos sebesség. Ezért magasabb hőmérsékleti koefficiens (2–3) még nem bizonyítja, hogy egy folyamat nem diffúzió.

Amely talajokban a diffúzió nem a teljes keresztmetszeten keresztül történik, hanem csak a talajoldat által elfoglalt keresztmetszeten keresztül, továbbá mivel a szilárd fázis jelenléte miatt a diffundáló ionoknak nagyobb úthosszat kell megtenniük, – a diffúzió sebessége lassúbb. Így pl. meghatározták a rubidiumion diffúzióját különböző méretű, finom üveggyöngyöket tartalmazó „mesterséges talajokban", és azt találták, hogy a sebességet egyedül a szilárd fázis jelenléte mintegy a felére csökkenti. Egy tényleges talajban a helyzet bonyolultabb a részecskék elektromos töltése miatt, úgyhogy talajokban mért tényleges diffúziós konstans adatokkal nem is rendelkezünk.

A gyökerek az ionokat a gyökérfelszín közvetlen közeléből veszik fel. A felvétel következtében a koncentráció csökken és egy diffúziót eredményező koncentráció-grádiens alakul ki. A koncentráció-grádiens több tényezőtől függ: *a)* a kezdeti ionkoncentráció a talajoldatban; *b)* az ionok diffúzió-sebessége a gyökér felületéhez; *c)* az ionfelvétel sebessége egységnyi gyökérfelületen át; *d)* a gyökér–talajoldat kölcsönhatásának tartama.

Mivel a gyökerek egyidejűleg vizet is vesznek fel, így a talajoldatot környezetükben áramlásba hozzák, ami a gyökér körül kialakuló koncentráció-grádienst csökkenti. A diffúzió és az áramlás viszonylagos szerepét az ionok továbbításában úgy tudnánk felmérni, ha meg tudnánk határozni a gyökér körül a különböző vízfelvétel esetén kialakuló koncentráció-grádienseket. Tudomásunk szerint – módszertani nehézségek miatt – ilyen mérések még nem történtek.

Az egyes ionok felvételének sebességében nagy különbségek vannak, pl. a kétértékű kationok felvétele sokkal lassúbb, mint az egyértékűeké. A talajoldathoz radioaktív rubidiumot (Rb), illetve stronciumot (Sr) adva, és a gyökerek körüli eloszlásról időnként radioautográfiát készítve – kvalitatíve azt lehetett megfigyelni, hogy a Rb bizonyos zónákból elfogyott, a Sr viszont felhalmozódott. Ebből a megfigyelésből arra lehet következtetni, hogy a kérdéses esetben a Rb felvételének a sebessége meghaladta a vízfelvétel sebességét, a Sr felvétele azonban az alatt maradt. Ez esetben a Rb-ot a diffúzió és a talajoldat áramlása vitte a gyökér felszínéhez, a Sr-ot azonban csak a talajoldat áramlása. Mivel a Sr-koncentráció a gyökérfelszínen magasabb volt, mint a talajoldat átlagában, ezért a diffúzió az áramlással ellentétesen dolgozott és a Sr felhalmozódását csökkentette.

A talajoldat áramlásának a fontosságára utalnak azok a számítások is, amelyek a növények által elpárologtatott víz és a talajoldat átlagos összetételének a figyelembevételén alapulnak. Kiszámítható, hogy egy a talajoldat összetételének megfelelő oldat 200–900 liternyi mennyisége tartalmazza azokat az ionokat, amelyek 1 kg friss súlyú növényi anyagban előfordulnak. A tapasztalat szerint pedig hozzávetőleg ez az a vízmennyiség, amit szántóföldi terményeink 1 kg friss súly termelése közben el szoktak párologtatni. Az ilyen típusú számítások – vagy inkább becslések – szerint tehát a talajoldat áramlása fontosabb tényező volna a diffúziónál abban a folyamatban, amely az ionokat a gyökérfelszínre juttatja.

Mint említettük, a gyökér körüli koncentráció-viszonyokat bonyolult módon befolyásolja a gyökértalajoldat kölcsönhatásának a tartama. A tápanyag felvételében aktív gyökerek állandó növekedésben vannak, amelynek sebessége meghaladja a napi 1 cm-t. Ez a növekedés nem egyenletesen oszlik el a gyökér egész hossza mentén, hanem a csúcsi néhány mm-es zónára korlátozódik. A gyökér hossztengelye mentén a növekedésből, fejlődésből, öregedésből kifolyólag az összes élettani, biokémiai sajátságokra is kiterjedő grádiensek alakulnak ki. Nem meglepő, hogy az ion- és vízfelvétel is jellegzetesen változik, s a gyökércsúcstól számítva bizonyos távolságra a legaktívabb. A víz- és ionfelvétel

legaktívabb helyei nem esnek össze. Vannak olyan adatok is, amelyek arra mutatnak, hogy a csúcstól különböző távolságban levő sejtek ionfelvétele nemcsak kvantitatíve, hanem esetleg kvalitatíve is különbözik.

Az elmondottak érzékeltetik, hogy az állandóan növekvő gyökerek körül kialakuló koncentráció-eloszlást miért nem tudjuk jelenleg kvalitatíve leírni. Ezeknek a viszonyoknak a tanulmányozása rendkívül fontos volna, ugyanis lehetséges, hogy ezek határozzák meg a növény egész ionfelvételének a sebességét.

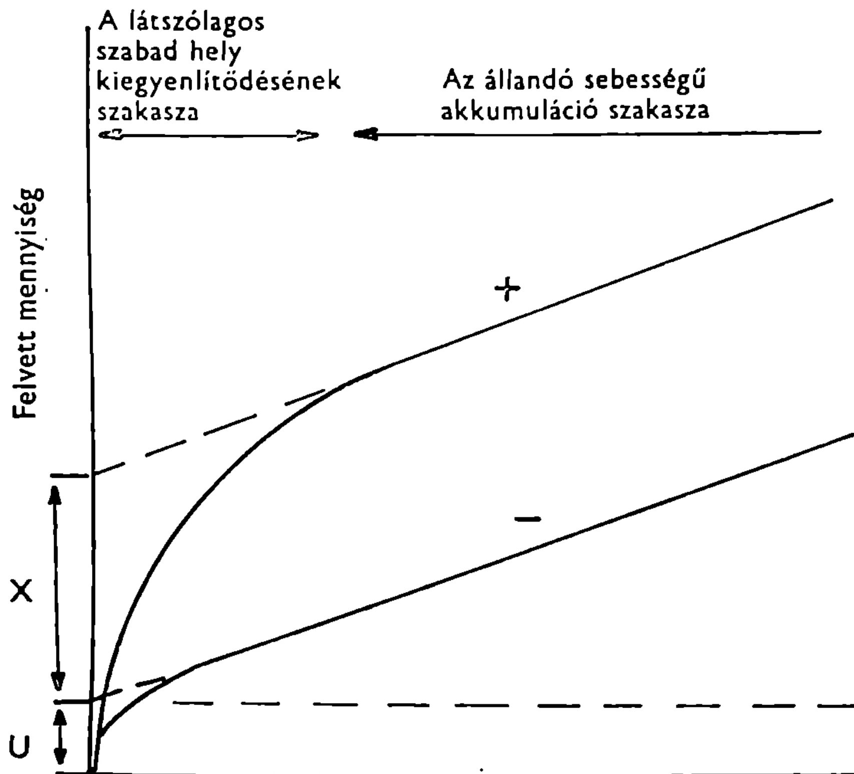
A FELVÉTEL SEJTÉLETTANI FOLYAMATA

Mielőtt tovább mennénk, egy pillanatra meg kell állnunk a *gyökérfelszín* kifejezésnél is. A legutóbbi időben megkísérelték különleges beágyazási eljárás után készített metszeteken elektronmikroszkóposan vizsgálni a gyökér–talaj érintkezési felületet. A beágyazás első lépésében kolloidális vashidroxid-oldattal itatták át a preparátumot. Az elektronmikroszkópos felvételeken megfigyelhető, hogy a vashidroxid-részecskék nem hatoltak közvetlenül a sejtfalig, hanem egy keskeny zónát „üresen" hagytak. A kutatók ezt az elektronmikroszkóposan üresnek látszó zónát úgy értelmezik, hogy a sejtfalat vékony nyálkaréteg borítja. A nyálkaburok sajátságait, esetleges jelentőségét az ionfelvételben – nem ismerjük.

A sejtfal maga cellulózból, más poliszaharidokból, pektinből stb. áll (szerkezetével az első – sejttani – fejezetben foglalkoztunk részletesebben). Szempontunkból lényeges, hogy számottevő mennyiségben tartalmaz ioncserélő-csoportokat, amelyek közt a kationcserélő-csoportok dominálnak; fontos továbbá, hogy mikroporózus sajátoságú, s lehetővé teszi a víz és az oldott anyagok diffúzióját. Amikor gyökereket friss tápoldattal hozunk össze, akkor az oldat először a sejtfallal érintkezik, bediffundál a sejtfal mikroporózus struktúrájába, ahol kation-kötődés, illetve -csere játszódik le a sejtfal ioncserélő csoportjain. Ez a folyamat a felvétel időgörbéjén (264. ábra) mint kezdeti gyors felvételi szakasz jelentkezik. A kationok gyors felvételének a szakasza az ioncsere miatt nagyobb mértékű és hosszabb ideig tart (30 perc), mint az anionoké. Jellemző sajátsága ennek a kezdeti gyors felvételi szakasznak, hogy az ebben felvett ionok desztillált vízzel gyorsan (néhány perc alatt) kimoshatók, vagy megfelelő oldattal kicserélhetők. A folyamat hőmérsékleti koefficiense alacsony; nem oxigénigényes és légzésgátlókkal nem gátolható. A kezdeti, gyors felvétel ioncserés része mindenben hasonló a fizikai ioncsere folyamatához. Például tudjuk, hogy a kétértékű kationok általában kiszorítják az egyértékűeket az ioncserélő csoportokról. Ez a jelenség jól megfigyelhető a gyökerek gyors felvételi szakaszában is, ugyanis bőséges kalcium jelenlétében a kálium gyors, kezdeti felvétele nem mérhető.

Felmerül a kérdés, hogy a gyors felvételi szakasz folyamatai milyen jelentőségűek a sejt egészének ionfelvételében. Mint láttuk, a kezdeti felvétel két jelenségből tevődik össze: az ionok diffúziójából a sejtfalak vízterébe (az ún. vízszabad helybe), majd az ebben lejátszódó adszorpciós kicserélődésből.

Általános az a vélemény, hogy a vízszabad hely nemcsak a gyökér legkülső sejtrétegének a sejtfalaira terjed ki, hanem a mélyebb sejtrétegekre is, egészen az endodermiszig. Térfogata az egész gyökér térfogatának 10–15%-a. A vízszabad helyen való áthaladás feltétlenül szükséges, és az anyagfelvétel „első lépése". Mivel azonban a diffúzió kis távolságokon rendkívül gyors, ez a lépés nem lehet sebességkorlátozó. Sokkal több vita folyt és folyik azon, hogy nélkülözhetetlen lépése-e az ionfelvételnek a sejtfalban lejátszódó ion-



264. ábra. Az ionfelvétel idő-görbéje (*Briggs* nyomán); feltételezik, hogy a látszólagos szabad helybe az ionok egy része diffúzióval jut be (U), más része pedig ioncserével (X)

csere. A kutatók többségét követve azon a véleményen vagyunk, hogy *nem*, – éspedig a következő érvek alapján: *1.* A növényi ionfelvétel specifitása egészen más, mint ami az ioncserében érvényesül, pl. a Ca nem gátolja, hanem serkenti a felvételt, amikor a sejtfal kicserélési helyeiről az egyértékű kationokat kiszorítja. *2.* A kezdeti, gyors szakasz alatt is folyamatban levő ún. közvetített ionfelvétel időgörbéje a technikailag lehetséges legrövidebb (3–5 perces) mérési időpontoktól kezdve lineális lefutású. Márpedig ha az adszorpciós kicserélődés helyeinek a kötöttsége lényeges volna, akkor a közvetített felvétel csak fokozatosan érné el az állandó sebességét.

Meg kell jegyeznünk: a gyökereket a felvételi oldatból kivéve és páratelt térbe helyezve, kimutatható, hogy a sejtek hasznosítani tudják az ioncserélő helyeken kötött ionokat, ugyanis ilyen körülmények közt fokozatosan csökken a könnyen kicserélhető ionok mennyisége.

A sejtfalon áthaladva az ionok újabb – és most már valóban számottevő – akadályhoz, a plazmalemmához érkeznek. A sejtnek általánosságban igen fontos szerkezeti elemei a membránok, amelyek nemcsak a protoplazma külső és belső felületét határolják (*plazmalemma* és *tonoplaszt*), hanem a különböző sejtszervecskéket is (sejtmag, plasztisz, mitochondrium, *Golgi*-készülék), és szabadon is előfordulnak a plazmában (endoplazmatikus retikulum).

Az elektronmikroszkópos vizsgálatok az utolsó évtizedben arra a meglepő következtetésre vezettek, hogy – legalábbis fő struktúrájukban – a legkülönbözőbb szervezetek sejtjeinek és sejtszervecskéinek a membránjai megegyeznek. Ezek a membránok a szokásos fixálás, kiszárítás és beágyazás után két sötétebb (elektron-elnyelő) csíkból látszanak állni, s köztük egy világosabb vonal van. Az egész struktúra átmérője 75 Å (1 Å = tízmilliomod

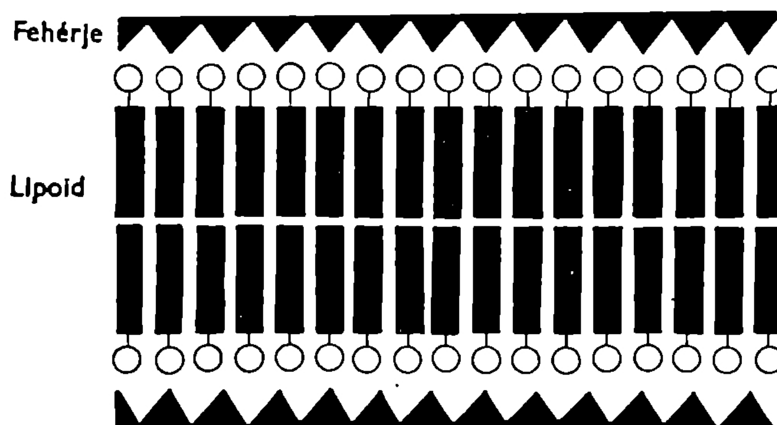
milliméter), amelyből a két sötétebb csík mintegy 20–20, a világosabb zóna 35 Å. Az elektronmikroszkópos kép értelmezése nem egyszerű, de az bizonyos, hogy a két sötétebb sáv a membránra fixálás közben lerakódott fixáló fémionnak felel meg.

Néhány szerencsés objektum esetében sikerült többé-kevésbé tiszta membrán-preparátumokat előállítani (vörösvértest, kloroplasztisz) frakcionált centrifugálással. Ezek a preparátumok – fehérjék mellett – nagy mennyiségű lipoidot tartalmaznak. Például a vörösvértest-membrán preparátumok 25–28% lipoid mellett 50–68% fehérjét tartalmaznak; az összes lipoid 60–65%-a foszfolipoid, 20–30%-a choleszterol. A spenót kloroplasztiszaiból izolált lamellák még nagyobb százalékban tartalmaznak lipoidokat, köztük fő tömegben foszforlipoidokat (glicerofoszforilglicerol, glicerofoszforilcholin), glikolipoidokat (mono- és digalaktozildiglicerid), és egy szulfolipoidot. A lipoidokban feltűnően sok a telítetlen zsírsav.

A sejtek permeabilitásának vizsgálata alapján már a századforduló táján az a vélemény alakult ki, hogy a sejtek felszínét lipoidréteg borítja (összefüggés mutatkozott szerves anyagok zsíroldékonysága és behatolási sebessége közt). A 40-es években – főleg felületi feszültség mérésekre támaszkodva – *Davidson* és *Danielli* megalkották a membránszerkezetnek azt a vázlatát, amely általánosságban ma is elfogadott és a későbbi elektronmikroszkópos felvételekkel és analízis-adatokkal összhangban van (265. ábra). Véleményük szerint a membránban a lipoid molekulái kettős rétegben vannak rendeződve, olyan módon, hogy a molekulák hidrofób (a vizet taszító) vége fordul egymás felé, míg a hidrofil (vizet megkötő) részt egy-egy fehérjeréteg borítja. (Az utóbbi években találkozunk olyan nézettel, amely szerint bizonyos membránokban [kloroplaszt, mitochondrium] a lipoidok orientációja az eredeti vázlathoz viszonyítva fordított, azaz hidrofób részük kapcsolódna a fehérjéhez.)

A membrán struktúrájának egyik, közvetett bizonyítékok alapján feltételezett sajátsága: molekuláris méretű pórusok vagy csatornák előfordulása, amelyeken kis hidrofil molekulák (víz, alkoholok stb.) át tudnának jutni. A vörösvértest-membrán pórusainak méretét átlagosan 3 Å átmérőjűnek becsülik, területük az egész membrán területének csak 0,02%-át tenné ki. Az elektronmikroszkópos technikától nem várható a pórusok kimutatása; előfordulásuk különböző molekuláris biológiai meggondolások szerint lehetséges.

A biológiai membránok fontos sajátsága a legtöbb esetben rajtuk keresztül mérhető 10–100 mV elektromos potenciál-különbség. Ha meggondoljuk, milyen nagyon vékonyak a membránok, akkor kitűnik, hogy a potenciál-különbség grádiense meglepően nagy. Várható, hogy ez a potenciál-különbség befolyásolja a töltéssel rendelkező molekulák



265. ábra. A biológiai membránok modellje; a bimolekuláris lipoidréteget mindkét oldalán fehérjeréteg borítja

elhelyezkedését, sőt kihatással lehet a membránban lejátszódó enzimreakcióra és az ún. közvetített ionfelvételre.

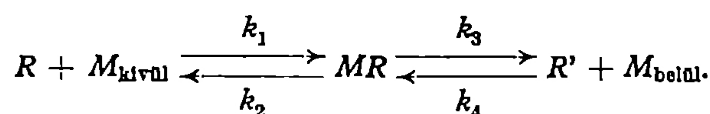
Mint látni fogjuk, a sejtek ionfelvételének a tanulmányozása arra a következtetésre vezet, hogy a membránban korlátozott számban speciális helyek (csoportok, molekulák, pórusok) vannak, amelyek valamilyen módon közvetítik az ionok áthaladását. Ezeket közvetlenül nem tudjuk kimutatni (izolálni), nemcsak azért, mert koncentrációjuk valószínűleg alacsony, hanem mert a membrán szétrombolása után nem ismerhetők fel többé, katalizáló képességük az ionoknak a membránon történő átjuttatásában nyilvánul meg. Eddig nem sikerült olyan jelző anyagokat találni, amelyek még a sértetlen membránban reagálnának a keresett csoportokkal, és így azokat megjelölnék az izolálás tartamára.

A biológiai membránok szerkezetéről rendelkezésünkre álló töredékes ismeretek alapján valószínűnek látszik, hogy a speciális katalizáló helyek a membrán makromolekuláris fehérje-komponenseivel vannak kapcsolatban. Felvetődött olyan nézet is, hogy az ionfelvétel közvetítői a membránban elhelyezkedő „közönséges" enzimek lennének, míg mások szerint enzimfunkcióval nem rendelkező speciális fehérjék (*permeázok*). A felvételi folyamat néhány sajátságának vizsgálata arra mutat, hogy ezek a katalizátorok a membránban elmozdulva fejtik ki transzportáló tevékenységüket; felváltva hozzáférhetők a membrán két oldaláról, ezért jogosnak látszik a közkeletű „szállító" kifejezés alkalmazása. A membrán folyékony, labilis struktúrája az ilyen elmozdulásokat elvileg lehetővé teszi. Az elmozdulás nem feltétlenül a membrán két felülete közti diffúziós vándorlás, hanem egyaránt lehet rotáció, összehúzódás stb. is.

A membránok összetétele, finomszerkezete módosulhat a különböző szervezetekben, sejtekben és az egyes sejtszervekben a sejt fejlődése, környezete, állapota szerint is. Mindaz, amit a membránokról tudunk – a kérdés egyik kitűnő ismerője szerint –, jelenleg nem több, mint „*valószínű találgatás*". A membránszerkezet molekuláris biológiai értelmezéséből kiindulva még nem tudjuk az ionfelvételi folyamatokat mélyrehatóbban megismerni, ezért támaszkodnunk kell a folyamat sebességi és egyensúlyi egyenleteire.

A harmincas években figyelte meg *van den Honert*, hogy a cukornád foszfátfelvétele nem arányos a külső oldat koncentrációjával, hanem annak emelésével határértékhez közeledik. A jelenség értelmezésére a következőket írta: „A gyökérsejtek protoplazmájának felszíni rétege által adszorbeált foszfátot egy olyan mechanizmus szállítja el, s ez emlékeztet egy állandóan forgó szállítószalagra, amely töltését a felületről veszi, bent lerakja, és ismét visszatér üresen."

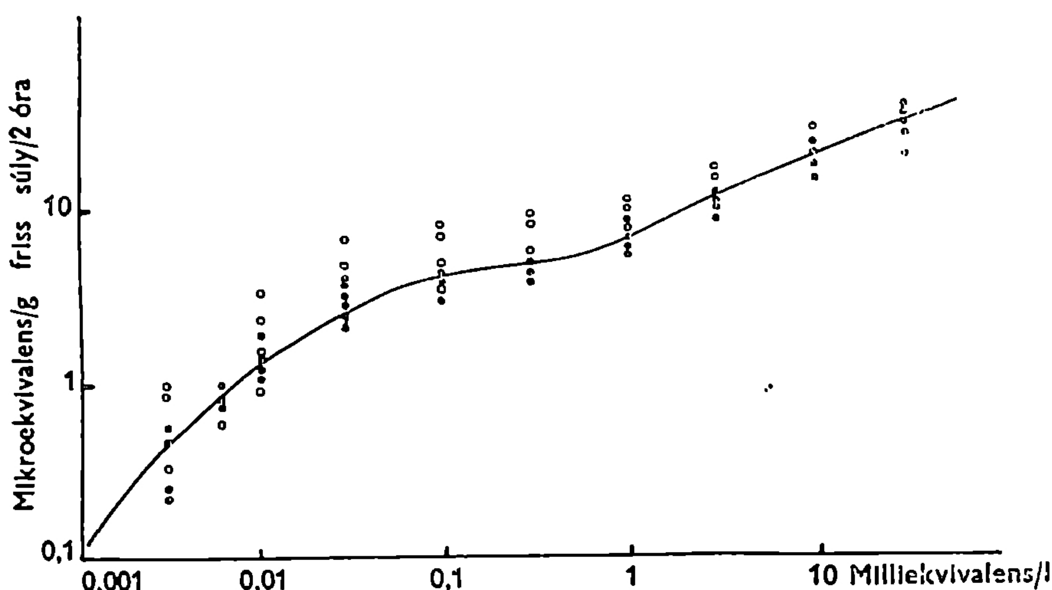
Átugorva a történeti fejlődést, az 50-es évekig eljutunk a következő vázlatig:



$$R + M_{\text{kívül}} \underset{k_2}{\overset{k_1}{\rightleftharpoons}} MR \underset{k_4}{\overset{k_3}{\rightleftharpoons}} R' + M_{\text{belül}}.$$

Ebben a vázlatban az a felismerés tükröződik, hogy a felvételi folyamatok koncentráció-függése jól leírható az enzimreakciók sebességi egyenletével. A vázlatot szavakban kifejtve: az *M* ion a membrán külső oldalán reagál a membrán (hártya) egy speciális csoportjával (egy szállítóval), amely a membránban korlátozott mennyiségben van meg. A keletkező *MR* komplex képes áthaladni a membránon, és annak belső oldalán felbomlik a szállítóra és az ionra. Ha feltételezzük, hogy a sebességkorlátozó lépés nem az ion és a szállító kapcsolódása, sem a komplex bomlása, hanem az azt összekötő lépés, akkor felírható az egyenlet:

$$v = \frac{V_{max} \cdot M}{K_m + M}.$$



266. ábra. Az ionfelvétel koncentráció-függése

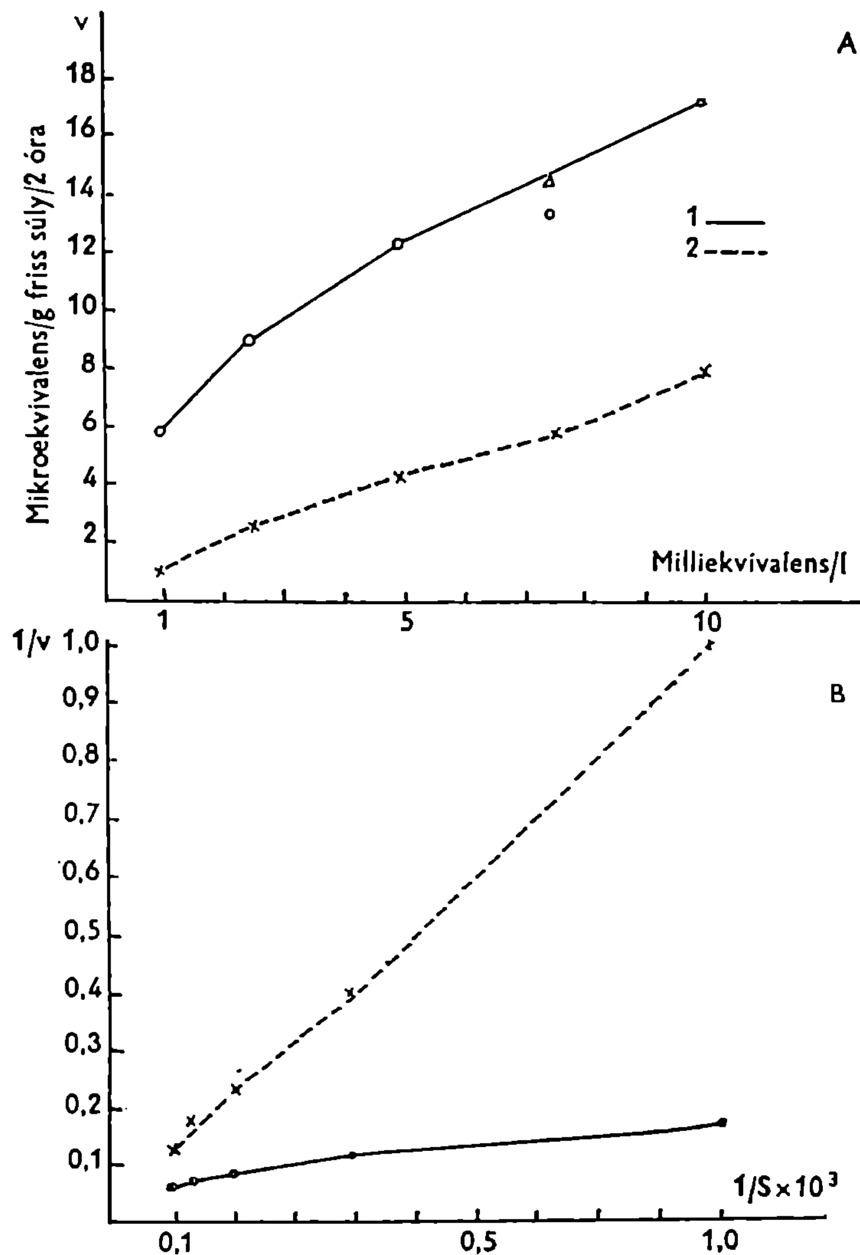
Az egyenletben V_{max} a maximális elérhető ionfelvételi sebesség, K_m pedig az az ion-koncentráció, amelyben a felvétel a maximális sebesség felével folyik.

Az utóbbi években különböző ionok és növények esetében határozták meg a felvétel koncentráció-görbéjét, és az a koncentrációval együtt nagyjából az előző egyenleteknek megfelelően változott. Érdekes eltérés azonban, hogy szélesebb koncentráció-területet használva, a görbén két szinteződést lehetett megfigyelni (266. ábra), és ennek megfelelően két K_m-et lehet kiszámolni. Egészen általánosságban azt mondhatjuk, hogy a két K_m 0,01 és 10 mM (millimol) körül szokott lenni. A kettős telítődés egyik valószínű magyarázata, hogy két különböző koncentráción hatékony szállítórendszer működik. De hozzá kell tennünk, hogy magas koncentrációkon egy a koncentrációval arányos diffúziós folyamat bizonyos mértékű részesedése is lehetséges.

Ha a felvétel – mint feltételezzük – korlátozott számú szállítón keresztül történik, akkor ennek egyik következménye az, hogy a hasonló ionok (amelyek ugyanazon a szállítón keresztül vevődnek fel) versengenek, egymás felvételét kölcsönösen gátolják. Ha a felvétel közönséges diffúzió lenne, ilyen versengést nem várhatunk; ekkor az azonos töltésű ionok egymástól függetlenül, csak saját koncentráció-grádiensük által meghatározott sebességgel diffundálnának. A kölcsönhatásnak elméletileg több lehetséges esete van, amelyek közül az ionfelvételben megfigyelhetők az ún. *kompetitív típus*nak felelnek meg. Kompetitív kölcsönhatás van pl. a kálium és a rubidium, a kalcium és a stroncium, a klorid és a bromid, foszfát-arzenát és szulfát-szelenát közt.

A kompetitív kölcsönhatásra jellemző, hogy a maximális felvétel sebessége nem változik meg a versengő ion jelenlétében, míg a K_m attól függően változik, hogy mennyi versengő ion van jelen. A jelenség jól érzékelhető az adatok ún. kétszeres reciprok ábrázolásában. A kompetitív kölcsönhatást az bizonyítja, ha a különböző mennyiségű versengő ion mellett felvett koncentráció-görbék ebben az ábrázolásban egy pontban metszik egymást (267. ábra).

Az előzőkben felírt sebességi egyenlet szigorúan véve csak a felvétel kezdetére vonatkozik (de természetesen nem a gyors felvételi szakaszban lejátszódó jelenségekre). Ekkor



267. ábra. Az ionok kompetitív versengése: 1 – bromid-ion felvétele; 2 – bromid-ion felvétele klorid jelenlétében (v – a felvétel sebessége; S – a külső oldat koncentrációja)

feltételezhető, hogy a tanulmányozott ion a külsőhöz viszonyítva a sejtben alacsony, elhanyagolható koncentrációban van meg. A továbbiakban két lehetőség van: a sejt vagy csak a külső koncentrációig veszi fel az iont, vagy azt messze meghaladó koncentrációban raktározza. Az első esetben a reakció-sorozat visszafelé irányuló nyilai mentén is megindul a reakció, vagyis a felvétellel egyidejűleg az ionok egy része visszajut az oldatba. Az ionok kijutásának a sebessége a belső koncentráció fokozódásával emelkedik. A koncentráció emelkedés (nettó felvétel) a sejtben lelassul, míg végül eljutunk egy olyan állapotig, amikor

a felvétel és leadás sebessége állandó, a külső és belső koncentráció kiegyenlítődik. Ez a folyamat, amelyet közvetített kicserélődésnek nevezhetünk, a következő egyenlettel írható le:

$$v = V_{max}\left(\frac{M_1}{M_1 + K_m} - \frac{M_2}{M_2 + K_m}\right).$$

Az egyenletben M_1 a külső, M_2 a belső ionkoncentrációt jelöli. A közvetített kicserélődés az eddigi tapasztalatok szerint különböző mikroorganizmusok felvételi folyamatai között gyakori; a magasabbrendű növények gyökerének ionfelvételére nem jellemző. Itt a közvetített felvétel másik típusa fordul elő, amely felhalmozáshoz (akkumulációhoz) vezet. Az akkumuláció munkavégzéssel jár, s a sejtnek valamilyen módon energiát kell elhasználnia a magasabb koncentráció eléréséhez, ezért a folyamatnak ezt a típusát aktív felvételnek is szokták nevezni.

Az előző vázlat alapján többféle módon is elképzelhető egy szállítórendszer akkumulációs működése. Például feltételezhetjük, hogy a membrán külső oldalán a szállító termelődik, a belső oldalán pedig állandóan elhasználódik. Ez esetben az akkumuláció mindaddig folyna, amíg az akkumulált ionok valamilyen módon visszahatnának a folyamatra, vagy magas belső koncentráció következtében egy más jellegű kijutási folyamat jön létre (pl. diffúzió). Másik lehetőség, hogy a visszafelé irányuló reakció K_m-je magasabb lesz, mint a befelé irányuló reakcióé. (Ez a szállító átalakulását jelenti; az energia ehhez használódik fel.) Ez esetben a két K_m aránya határozza meg azt a maximális akkumulációs arányt, amelyet az ionfelvételi folyamat elérhet. Egyenletben:

$$v = V_{max}\left(\frac{M_1}{M_1 + K_{m_1}} - \frac{M_2}{M_2 + K_{m_2}}\right),$$

ahol K_{m_1} a befelé tartó reakció fél-telítődéséhez szükséges koncentráció, K_{m_2} pedig a kifelé tartó reakcióra vonatkozó érték.

Sajnos, a növényi sejtekben még nem mérték meg a kijutási folyamatok K_m-jét, így tehát még nem tudunk meggyőződni arról, hogy az megfelel-e a feltételezésnek. Kétségtelen, hogy az ionleadás sebessége a gyökerekből a külső oldatba – nagyon alacsony. Ez a folyamat nagyon kevéssé van jellemezve, még az sincs bizonyítva, hogy közvetített folyamat. Saját tapasztalatunk szerint: ha egy növényi gyökeret úgy nevelünk, hogy valamely ionban magas belső koncentrációra tegyen szert, akkor a felvételi folyamat V_{max}a (maximális ionfelvételi sebessége) csökken, K_m-je változatlan marad. (A leadási folyamat paramétereit nem mértük.) Ez a V_{max}-csökkenés többféle módon is értelmezhető. Az egyik kézenfekvő értelmezés szerint a felvételben szereplő szállítócsoportok száma csökken. Ez utal egy regulatív jellegű szabályozás lehetőségére; nagy mennyiségű akkumulált ion csökkentené a szállítók szintézisét vagy aktivitását. (Hangsúlyozzuk azonban, hogy ez csak feltételezés, és a V_{max}-változás másként is magyarázható.)

Nem lehet meglepő, hogy amikor a felvétel tényleges mechanizmusát molekuláris biológiai szinten nagyon kevéssé ismerjük, akkor keveset tudunk azokról a biokémiai reakciókról is, amelyek az aktív felvételhez energiát szolgáltatnak. Hosszabb idő óta ismeretes, hogy amikor sókat adunk desztillált vízbe helyezett gyökerekhez – azok légzése emelkedik. A légzésemelkedés cianiddal, szénmonoxiddal meggátolható, tehát a citokróm-rendszeren keresztül történik. Általánosságban azt is elmondhatjuk, hogy a növények (mikroorganizmusok és magasabbrendűek) aktív felvételi folyamatai aerobok, oxigénigényesek.

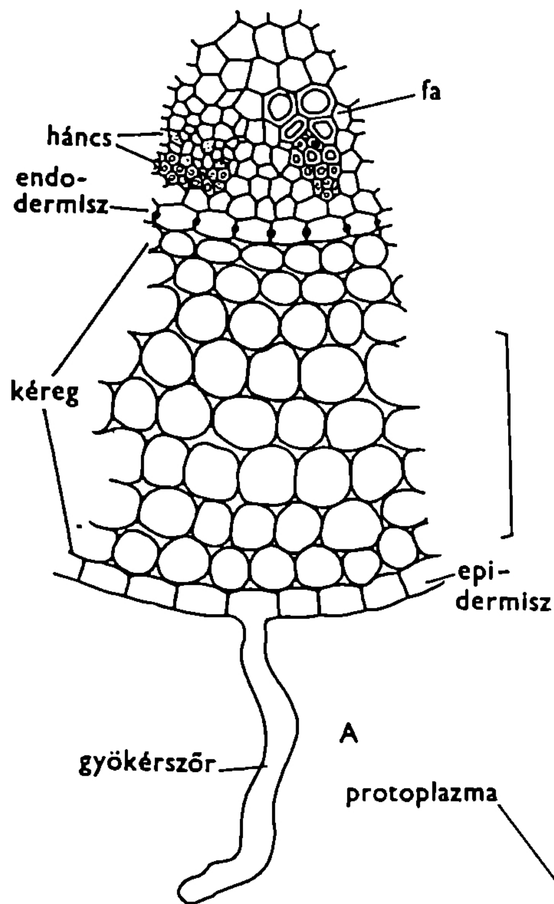
Állati szervezetek ionfelvételi folyamataiban, elsősorban a vörösvértestek K-felvételében több esetben ki lehetett mutatni, hogy a felvétel az adenozintrifoszfát-(ATP) tartalomtól, illetve az ezt hasító adenozintrifoszfátáz enzim aktivitásától függ. Valószínű az

is, hogy az ATPáz (vagy legalábbis a többféle ATP-hasító enzim közül az egyik) a membránban vagy a membrán közelében helyezkedik el. Hasonló vizsgálatok növényi anyaggal is történtek, de nem annyira részletesek és meggyőzők, mint az állatélettani vizsgálatok. Mindenesetre az valószínűnek látszik, hogy az aktív akkumulációhoz szükséges energia az aerob légzésből származik, és a nagyenergiájú foszfátok (ilyen az ATP) felhasználásával tevődik át az ionfelvételre.

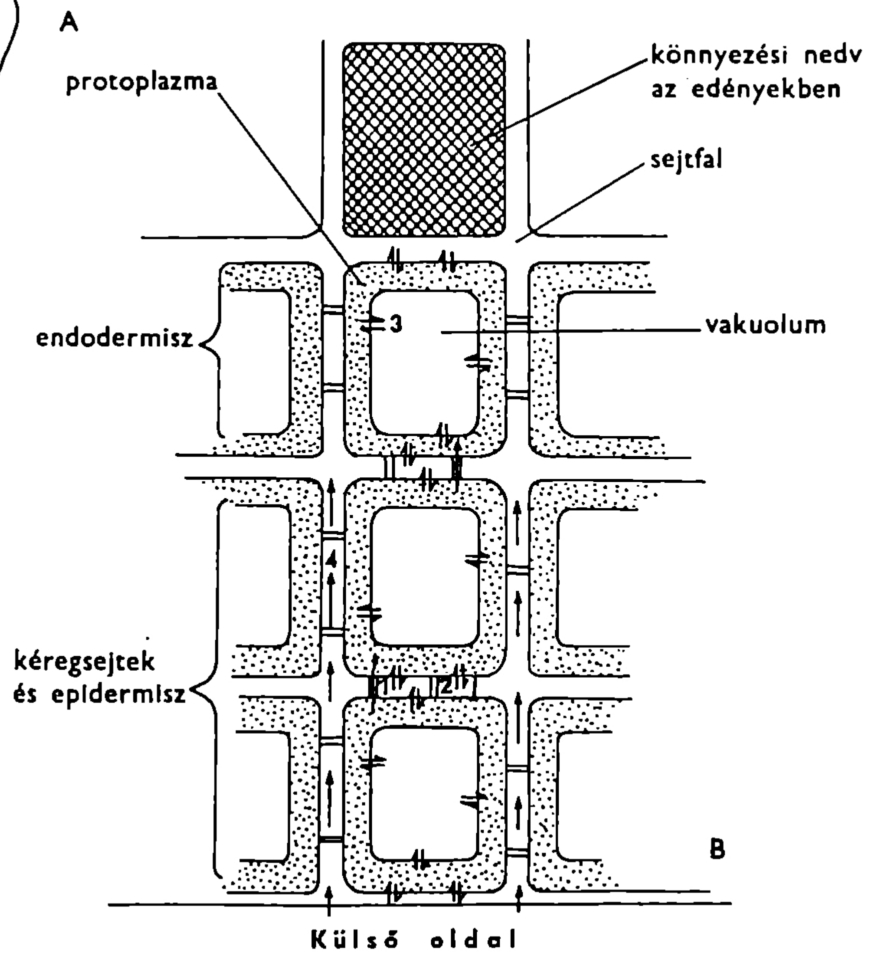
Az elmondottakban az ionfelvétel sejtélettani alapfolyamatát annak az egyszerűsítő feltételezésnek az alapján vázoltuk, hogy a sejt egyetlen membránnal körülzárt „rekeszből" áll. De amint utaltunk rá, valójában a helyzet bonyolultabb: az egyes sejtszervecskéket (sejtmag, plasztisz, mitochondrium) és a vakuólumot is membránok borítják. Feltehető-e, hogy az ionok és a kis molekulasúlyú anyagok a sejt összes „rekeszében" azonos koncentrációban vannak (vagy csak fiziko-kémiai, pl. *Donnan*-folyamatok révén meghatározott egyensúlyban), s a termelési és fogyasztási helyek közt diffúzióval transzportálódnak, vagy pedig a különböző membránokon emellett még eltérő közvetített felvételi folyamatok is játszódnak le? Erre a kérdésre nem tudunk határozott választ adni, ugyanis a vakuólum kivételével a többi „rekesz" koncentráció-viszonyairól alig tudunk valamit. A vakuólumról tudjuk, hogy egészen speciális szerves anyagokat tartalmazhat (savak, glikozidák, anthociánok stb.), s benne egyes ionok koncentrációja magasabb vagy alacsonyabb lehet a protoplazmáénál. A *Nitellopsis* csillárkamoszat vakuólumjában mért magasabb klorid- és a plazmáéval azonos kálium- és nátrium-koncentrációból arra következtetnek, hogy a tonoplaszt membránban egy aktív kloridfelvevő rendszer működne. Ha feltételezzük, hogy a néhány részletesebben megvizsgált esetből általánosítani lehet, akkor a növényi sejtet a felvétel szempontjából legalábbis két-„rekeszű" rendszernek kell tekintenünk, az egyes rekeszek felületén a felvételt (és a leadást) katalizáló, különböző közvetített folyamatokkal (268. ábra).

Ezt a vázlatot használjuk fel, hogy a sejtek felvételi folyamataiból kiindulva levezessük a gyökér egészének ionfelvételi „tevékenységét". A környező oldatból az ionok az oldat áramlásával és diffúzióval bejutnak a sejtfalakba, és azokban akadály nélkül terjednek az endodermiszig. A külső sejtréteg egyes sejtjeiből alakuló gyökérszőrök csak mint felületnagyobbítók szerepelnek. A gyökér hossztengelye mentén változik ugyan a felvétel sebessége (és esetleg minőségileg is az egyes folyamatok), de ez nincs korrelációban a gyökérszőrök kialakulásával. Az egyes sejtek felületén, a koncentrációtól függően, különböző közvetített felvételi és leadási folyamatok játszódnak le. A sejtfalban történő terjedésen kívül az egyes sejtek e folyamatok, valamint a plazmodezmák révén is kapcsolatban vannak egymással.

A gyökérkéreg szöveteiben az endodermisz a szállítónyalábok felé haladva eljutunk a felvételi folyamat legrejtélyesebb részéhez, ti. ahhoz: hogyan jutnak az ionok az utolsó élő sejtrétegből a szállítónyalábok farészébe. Amikor ezek szállító funkciójukat kifejtik, lényegileg már csak cellulózsejtfallal körülzárt, üres csövek, amelyeken keresztül a felvett ionok, a gyökérben szintetizálódott aminosavak stb. a hajtás felé áramlanak. Találkozunk olyan véleményekkel is, hogy az ionok kilépése a sejtekből az edényekbe egy a felvételtől minőségileg különböző, külön aktív lépés, szekréció. Ezeknek a véleményeknek az alátámasztására részben azt szokták felhozni, hogy a xilémből nyerhető oldat (ún. könnyezési nedv) koncentrációja magasabb, mint a külső oldaté. Ez a tény azonban úgy is magyarázható, hogy a sejt két (vagy több) „rekeszének" koncentrációja haladja meg a külső oldatét, és nem bizonyít újabb koncentrálódást. A másik érv a gyökérben és a könnyezési nedvben található ionarányok (pl. Na/K vagy Cl/Br) eltérése. De ez sem döntő bizonyíték. Tulajdonképpen a protoplazma és a könnyezési nedv ionarányait kellene összehasonlítanunk, de csak a gyökér és a könnyezési nedv ionarányait tudjuk egybevetni. Ezért az eltérés származhat abból is, hogy a vakuólumban más arányban akkumulálódnak



268. ábra. A gyökér keresztmetszete (A) és az ionfelvételi folyamatok vázlata B; 1. és 2. transzportrendszerek a plazmalemmában; 3. ua. a tonoplasztban; 4. diffúzió a kéregsejtek falában



az ionok, mint ahogy a sejtbe felvevődnek. Az eltérés származhat abból is, hogy a felvételi folyamatok több sejten való átadódás közben ismétlődnek, és az ismétlődés következtében a rokon ionok elválasztása fokozódhat.

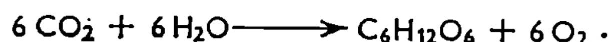
Végeredményben tehát nem látjuk még bizonyíthatónak egy speciális kiválasztó lépés közbejöttét a könnyezési nedv keletkezésében. Láttuk azt, hogy a szállítórendszerek egyaránt képesek katalizálni a felvételt és a leadást. Ez nyilván ugyanúgy megtörténhet a xilém felé, mint a külső oldat irányában. De hogyan magyarázhatjuk azt a tényt, hogy a könnyezési nedv koncentrációja nem a külső oldattal azonos? A sejtek mindkét irányból egyaránt felvesznek és leadnak ionokat. Hogy a sejten keresztül az egyik irányba transzport következzen be, ahhoz szükséges, hogy abban az irányban vagy a felvétel legyen kisebb, vagy a leadás nagyobb.

Állati sejtek szövettenyészeteiből szűréssel létrehoztak mesterséges sejtrétegeket, amelyeket aminosavoldatban egy edény két rekesze közt helyeztek el. Ha most az egyik rekeszben a felvételre vagy leadásra ható tényezőket megváltoztatták (pl. oxigénellátás, különböző serkentő faktorok, gátló anyagok), akkor a sejtrétegen keresztül a megfelelő rekeszbe aminosav-transzport történt. Valahogy ehhez hasonlóan képzelhetjük el az ionok transzportját a sejtekből a könnyezési nedvbe, olyan módon, hogy ezen a felületen valamely tényező módosítja az akkumulációs arányt. Hangsúlyozzuk azonban, hogy ez a magyarázat csak feltételezés, és semmit sem tudunk arról a tényezőről, amely az akkumulációs arányt módosítaná.

Az anionoknak a xilémben való vándorlásával a következő fejezetben fogunk foglalkozni. Itt csak annyit említenénk még meg, hogy a háncs-, ill. faelemek közt a szállítónyalábokban kimutatható az anyagvándorlás, és hogy a szomszédos szövetek is állandóan vesznek fel (és adnak le) anyagokat, módosítják a fa- és háncsnedvek összetételét.

NÖVÉNYEK TÁPLÁLKOZÁSA A LEVEGŐBŐL

A fotoszintézis a zöld növények alapvető jelentőségű életfolyamata, amelynek során a napfény sugárzó energiája kémiai kötésekben halmozódik fel – a széndioxid megkötésén keresztül. A fényenergiát mint kvantumot ($h\mu$) a klorofill nyeli el a zöld színtestekben, s a klorofill gerjesztése nyomán elektron-transzport indul a több összetevőből álló rendszerre. A fotoszintézis folyamatában a fixált széndioxidnak megfelelő mennyiségben molekuláris oxigén szabadul fel. Az oxigénfejlődés a vízmolekulák fotokémiai bomlásának a következménye. A fotoszintézis folyamatának alapegyenletét az alábbi formulával lehet jellemezni – szőlőcukor képződésére vonatkoztatva:



$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \,.$$

A fotoszintézis a fotokémiailag aktív kloroplasztban lejátszódó folyamat. A zöld színtestek sajátságos ultraszerkezetű sejtszervek, amelyeknek viszonylag magas a lipid-, lipoprotein- és foszfoprotein-tartalmuk. A lipidek és a foszfolipoidok féligáteresztő szerkezetű hártyákat, molekuláris felszíneket alkotnak a fehérjerétegeken. Ezekben a lipoiddal átitatott fehérjerétegekben monomolekuláris szerkezetben helyezkednek el a klorofill-molekulák, minden esetben fehérjékhez kapcsolódva. Ugyancsak a kloroplasztban lokalizálódnak a karotinoidák mellett a fotoszenzibilizáló rendszerek, melyek az elektron-transzportban vesznek részt, a szerkezethez kötött működésű enzimek, illetőleg enzimrendszerek, a fotofoszforilálási rendszerek, és számos más, biológiailag aktív serkentő anyag. Feltétlenül hangsúlyozni kell azt a legújabban is bizonyított tényt, hogy a fotokémiailag aktív kloroplasztokban mindig előfordul dezoxiribonukleinsav (DNS) is. A sejtmagokon kívül ez ideig ez az egyetlen bizonyított sejtszervecske a DNS előfordulására.

A spenót izolált zöld színtesteinek kémiai összetételét a 7. táblázat mutatja, s az analiti-

7. táblázat

Fehérje	Lipoid	Hamu	Klorofill	Szerző
40	25	16,9	—	Chibnal
48	37	8,0	7,6—8,3	Menke
42—54	26—32	—	6,0	Bet
54	34	7,0	—	Comar

A spenótlevél kloroplasztjának kémiai összetétele a szárazanyag %-ában kifejezve, *Bonner* (1950) által közölt adatok szerint

kai adatokból kitűnik, hogy a szárazanyag-tartalom fő tömege (40–54%) fehérje, és lipoid-tartalma (25–37%) is feltűnően nagy. Ez utóbbi szerves frakciót úgy kell felfogni, mint a levél színanyagainak (klorofill, karotinoidok) oldószereit, jellegzetes ultraszerkezetben.

FOTOSZINTÉZIS

A porfirinvázas szerkezetű klorofill konjugált kettőskötéseket (—C=C—C=C—) tartalmaz, ami lehetővé teszi a fény-kvantum elnyelését és a molekulán való transzportját. A kloroplaszt fényabszorpcióját mindig fluoreszcencia kíséri. A jelenséget úgy lehet értelmezni, hogy az abszorbens hullámhosszán elnyelt fényenergia viszonylag kis része értékesül a fotokémiai reakciókban, míg az elnyelt fényenergia nagyobb mennyisége – másodlagosan fénynyé alakulva – távozik a rendszerből. A kibocsátott fény hullámhossza nagyobb, mint az elnyelté volt, viszont energiája kisebb. A differencia mérhető és ki is számítható. A fluoreszcenciás fényt kísérő energia elvész a szervezet számára. A klorofill fluoreszcenciája és a kloroplasztok *fotokémiai aktivitás*a között ilyen módon szoros párhuzamosság áll fenn. A monomolekuláris rétegben illeszkedő klorofill által transzferált fénykvantum bioenergetikai értelemben két úton halmozódhat kémiai kötésekbe. A klorofill által elnyelt fényenergia közvetlen transzferálással a vízmolekula fotolízisével hidrogén transzportot indukál. A hidrogén transzport következtében a piridinnukleotid kofermentek (nikotinamid-adenin-dinukleotid: NAD; nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát: NADP) redukálódnak, s az ily módon aktivált hidrogén elvileg három molekula nagyenergiájú (makroerg) foszfátkötés szintézisét biztosítja. A másik – bioenergetikailag ugyancsak nagy jelentőségű – mechanizmusban az elnyelt fényenergia miatt a klorofill gerjesztett állapotba kerül, majd elektron távozik el a klorofillról és négy tagú rendszeren keresztül halad. Az elektrontranszport lépéseket a rendszer összetevőiben energia-transzport kíséri. Végül is az elektron visszakerül a klorofillmolekulára, de energiát veszítve, ami viszont makroerg kötésbe épül be, tehát az elnyelt fényenergia kémiai energiává alakult át. Ez utóbbi folyamat a *fotofoszforilálás*, amelyről a későbbiekben még részletesen szólunk.

A klorofill vizsgált fluoreszcenciája szorosan összefügg a redox rendszerek elektrontranszport-mechanizmusával, ami a *fotoszenzibilizáció* jelensége. Az energiatranszport szorosan kíséri az elektrontranszportot, ami biokémiailag redox átalakulásokon keresztül megy végbe. A rendszerek első tagja a *fény-abszorbens*, amiről kiindul az elektrontranszport. A konjugált kettőskötéses rendszer elektronleadás esetén is egyensúlyi kiegyenlítődést biztosít a molekulán belül. Ez utóbbi állapot a molekula feltételezett rezonanciaszerkezetével kielégítően megmagyarázható. A rendszer második, illetőleg közbülső tagjai a felvett elektront közvetlen redox átalakulással le is adják. A rendszerben való szerepük azzal magyarázható, hogy az energia átalakulási folyamatot kisebb részletekre tagolják, ami nagyon kedvezőnek tekinthető bioenergetikai szempontból, mert minden elektrontranszport-átalakulást szabadenergia-csökkenés kísér, ami optimális esetben makroerg kötésbe épülhet be. A redox-rendszer összetevői az elektront közvetlenül befogják, majd más *fotoakceptorok* felé szállítják. Az elektrontranszport-rendszerben az összetevők oxidált, illetőleg redukált formája között rendkívül nagy a redoxpotenciál-különbség. A klorofillról kiinduló elektrontranszport révén végül is redukált citokrómok (hem-típusú porfirinvázas vegyületek) keletkeznek. Bizonyos megfontolásokkal a redukált citokrómokat is kémiai kötéseket akkumuláló vegyületeknek lehet tekinteni, azonban ezek biokémiai

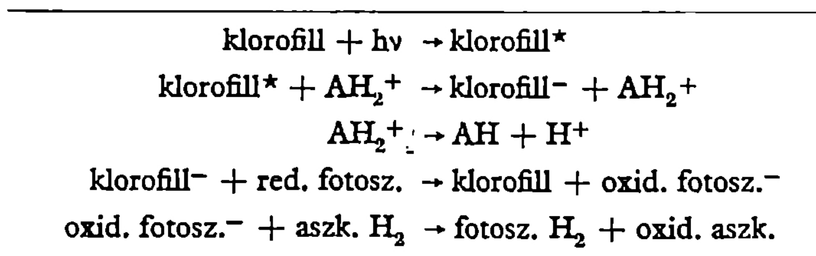
stabilitása lényegesen kisebb, mint a redukált piridinnukleotid kofermenteké (NAD-H, NADP-H). Az elektrontranszport-rendszerek biokémiai és bioenergetikai mechanizmusának vizsgálata *Hill* és *Bendall* (1960), valamint *Bartsch* és *Kamen* (1960) nevéhez fűződik.

Hickson és *Vernon* (1959) a kloroplasztok működésében három fotokémiai reakciót különböztet meg. Az első a *Hill-féle reakció* 2,6-diklórfenolindofenol jelenlétében, ez utóbbi elektronfelvevőnek tekinthető. A második fotokémiai reakció az *indigókármin fotoredukciója* – aszkorbinsav jelenlétében. A harmadik fotokémiai reakció az *aszkorbinsav oxidációja*, molekuláris oxigén jelenlétében. A három fotokémiai reakciót az elkülönített kloroplaszt szuszpenziókban kísérletileg sikerült elhatárolva kimutatni.

A HILL-FÉLE REAKCIÓ

A Hill-féle reakció a klorofill fotokémiai aktivítását fejezi ki molekuláris oxigén keletkezésével mérve, ami a víz fotolízisének – fotokémiai bomlásának – közvetlen következménye. Ez a reakció a klorofillmolekulák gerjesztésével kezdődik, majd a keletkező ionizálódás következtében elektrontranszport indul a fotoszenzibilizáló rendszer felé, amint azt *Calvin* (1961) kísérleti feltételek között számos klorofill-származékon kimutatta. A gerjesztett állapotú klorofillmolekula (k^*) redukált állapotú hidrogénleadó esetében szabad gyök keletkezése mellett (k^-) ionizálja a redukált kofermentet, amit *Calvin* említett kísérleti eredményei alapján a 8. táblázat mutat be. A redukált rendszeren keletkezett szabad

8. táblázat

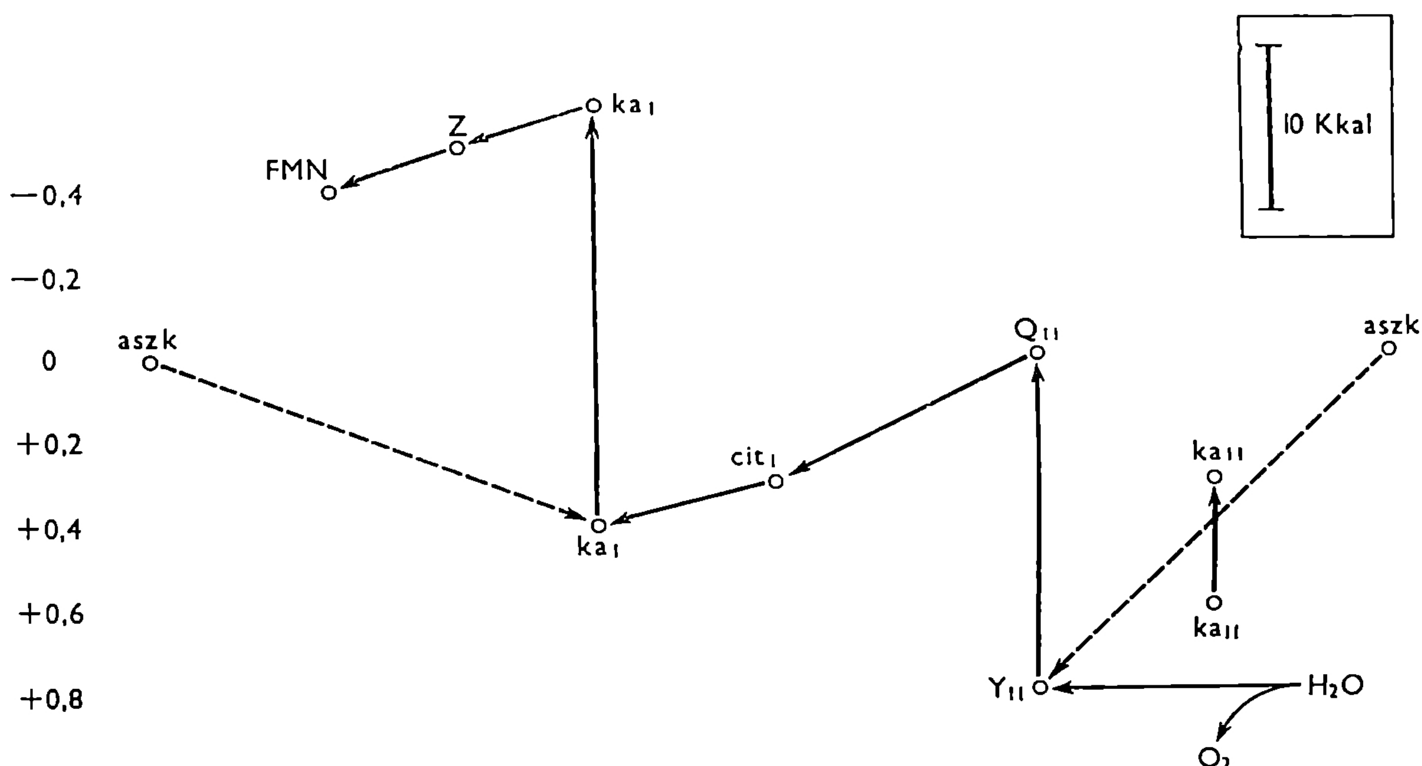


$$\text{klorofill} + h\nu \rightarrow \text{klorofill}^*$$
$$\text{klorofill}^* + AH_2^+ \rightarrow \text{klorofill}^- + AH_2^+$$
$$AH_2^+ \rightarrow AH + H^+$$
$$\text{klorofill}^- + \text{red. fotosz.} \rightarrow \text{klorofill} + \text{oxid. fotosz.}^-$$
$$\text{oxid. fotosz.}^- + \text{aszk. } H_2 \rightarrow \text{fotosz. } H_2 + \text{oxid. aszk.}$$

A gerjesztett állapotú klorofill elektron-transzferálása redukált rendszerekre és fotoszenzibilizátorokra aszkorbinsav jelenlétében, *Calvin* (1961) adatai szerint

gyök később elektrontranszporttal kapcsolatos ionizálódást eredményez. A klorofillmolekulán képződött szabad gyök viszont oxidálja a redukált fotoszenzibilizátort, a jelenlevő aszkorbinsav redox átalakulásával. A molekulán belüli szabad gyök áthelyeződésén kívül ismeretes, hogy molekulák között vagy molekula-komplexek között is áthelyeződhetnek szabad gyökök. A szabad gyök áthelyeződését minden esetben úgy kell felfogni, hogy azt szabad energiaváltozás, illetőleg termodinamikai potenciál-változás kíséri.

A klorofill két fotokémiai reakcióját *Calvin* (1961) ismertette. Az *első fotokémiai reakció* folyamán a ferredoxinra (egy vastartalmú fehérjére) irányul az elektrontranszport. Az elektronfelvevő (akceptor) redukált és oxidált formája között a redox potenciál-változás –0,44 volt *Witt, Müller* és *Rumberg* (1963) kísérleti eredményei szerint. Az energiatranszportban szereplő faktorok redox potenciál-változását a 269. ábra mutatja be, a fentebbi szerzők tanulmánya alapján. Az ábra a klorofill két fotokémiai reakcióját kísérő redox átalakulásokat voltokban szemlélteti. A *második fotokémiai reakció* szorosan kapcsolódik a

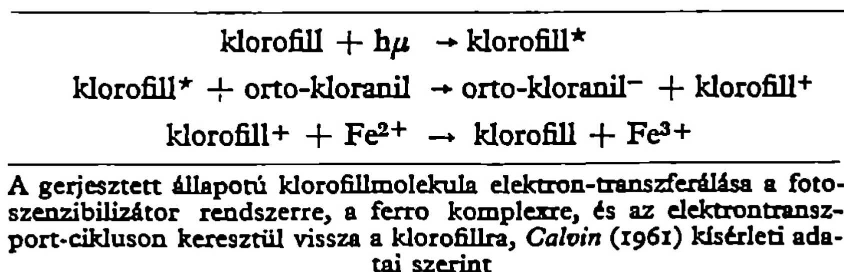


269. ábra. A klorofill-komponensek két fotokémiai reakcióját kísérő és az elektron-transzfer átalakulásokat követő redox potenciál-változások V-ben kifejezve, *Vitt, Miller* és *Rumberg* (1963) összefoglaló tanulmánya alapján (ka – klorofill-a; cit- – citokróm-I; aszk – aszkorbinsav; FMN – flavinmononukleotid; Q_{11} – koenzim-Q; Y, Z – meghatározatlan faktorok)

víz fotokémiai bomlásához, s az elektrontranszportot katalizáló ismeretlen kofaktor (*Y*) redukált állapotban +0,81 volt redox potenciállal jellemezhető. Az elektrontranszportban szereplő második faktor a plasztokinon, ami több lépésben veszti el szabadenergiáját az elektrontranszport folyamán. A szabadenergia-változásokban mindig fontos szerepet játszik az aszkorbinsav redox átalakulása is, azonban ma még nem ismeretes biokémiai mechanizmus szerint. A klorofill mindkét fotokémiai reakcióját jelentékeny mérvű szabadenergia-változás kíséri, amit a 269. ábra grafikusan szemléltet.

In vitro kísérletek eredményei alapján állapította meg *Calvin* (1961), hogy a klorofillmolekula gerjesztett állapotban szintetikus kofaktorokon keresztül is előidézhet elektrontranszportot, aminek eredményeképpen ferroionok keletkeznek, a 9. táblázatban bemuta-

9. táblázat



klorofill + hμ	→ klorofill*
klorofill* + orto-kloranil	→ orto-kloranil$^-$ + klorofill$^+$
klorofill$^+$ + Fe^{2+}	→ klorofill + Fe^{3+}

A gerjesztett állapotú klorofillmolekula elektron-transzferálása a fotoszenzibilizátor rendszerre, a ferro komplexre, és az elektrontranszport-cikluson keresztül vissza a klorofillra, *Calvin* (1961) kísérleti adatai szerint

tott adatok szerint. Itt kell kiemelni Witt (1966) rövid expozíciókban végzett kísérletes eredményeit is, aki közvetlenül bizonyította, hogy a citokróm b és a citokróm f közötti

átalakulásokat adenozintrifoszfát szintézis kíséri. Nagyon valószínű, hogy a két citokróm között még egy másik faktor is szerepet visz, azonban annak fiziko-kémiai természete ma még nem ismeretes.

A klorofill-komponensek két fotokémiai reakciójának fiziko-kémiai és termodinamikai adatait a 10. táblázat mutatja be. A víz fotokémiai bomlását katalizáló fénykvantum hidro-

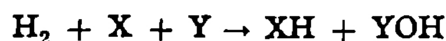
10. táblázat

Fiziko-kémiai jellemzők	$h\nu_I$ fotokémiai reakció	$h\nu_{II}$ fotokémiai reakció
abszorpciós maximum millimikronban	ka_I 433, 703	$Q_{II}(X)$ 475, 515
koncentráció	$[ka_I] \approx 10^{-3}$. [k]	$[Q_{II}] \approx 10^{-3}$. (k)
extinkció	$\varepsilon(703) \approx 10^5$M/cm	$\varepsilon(475) \approx 10^5$M/cm
redox donátor	+ 0,45 V (k_I)	$\leq$ + 0,81 V (Y)
redox akceptor	$\lesssim$ — 0,44 V (Z, X)	$\sim \pm$ O V (Q_{II})
klorofill-b fotoredukciója	650 millimikron	650 millimikron
klorofill-a fotoredukciója	682, 695 millimikron	674 millimikron
gerjesztési határ millimikronban	~ 730	~ 750
reakció-konstans	$2 \cdot 10^7$ 1/m.mp	$2{,}7 \cdot 10^6$ 1/m.mp
	ka_I+, red. fenazin-metaszulfát, pH 8	Q_{II} red. diklórfe-nolindofenol pH 6,5
pH tartomány	4—11	5—8
inaktiválási hőmérséklet (5 min)	~ 65 C°	~ 50 C°

A klorofill-komponensek két fotokémiai reakciójának fiziko-kémiai és termodinamikai jellemzői *Witt, Müller* és *Rumberg* (1963) adatai szerint.

géntranszportot vált ki, aminek végső eredményeképpen redukálódik a nikotinamid-adenindinukleotid-foszfát (NADP + 2H → NADPH + H^+). Minden jel arra mutat, hogy a NADP redukcióját az első fotokémiai reakció katalizálja. Ugyanakkor a molekuláris oxigén felszabadulását a ma még ismeretlen Z-faktor katalizálja, fenazinmetoszulfát, 2,6-diklórfenol-indofenol és aszkorbinsav jelenlétében. a második fotokémiai reakció során. Az oxigénfejlődéssel kapcsolatos megállapítást azonban csak valószínűsíteni lehet a második fotokémiai reakció viszonyában, a közvetlen bizonyítás még hátra maradt.

A *víz fotolízise* az alábbi egyenlettel jellemezhető az ún. nehézoxigénnel (O^{18}) végzett kísérletek eredménye szerint:



$$H_2 + X + Y \rightarrow XH + YOH$$

Az *aktivált hidrogén-ion* redukálja a NADP-t, ami képes az élő sejtben viszonylag hosszú ideig változatlan formában is megmaradni, tehát bioenergetikai szempontból mint makroerg kötést tároló vegyület is nagyon fontos szerepet játszik. Másrészről a redukált kofaktor (NADPH) közvetlenül képes redukálni a glicerinsav-3-foszfátot, miközben abból trióz keletkezik. Ez utóbbi átalakulás a *Calvin*-féle karbon-ciklus fontos biokémiai reakciója.

A redukált kofaktorból több biokémiai lépésen keresztül hidrogéntranszport indul citokrómokra, és az egyes átalakulások során makroerg kötések keletkeznek. Optimális esetben három adenozintrifoszfát képződhet a NADPH oxidálódása folyamán. Az aktivált hidrogén (a NADPH-ról transzferált hidrogén) a terminális oxidázokon (citokrómoxidáz, polifenoloxidáz, aszkorbinsavoxidáz, flavinoxidáz stb.) molekuláris oxigénnel vízzé egyesül, minden valószínűség szerint réz-ionok katalízisében.

Az *aktiválódott hidroxil-ion* ma még ismeretlen kofaktorra kerül az élő kloroplasztokban, kísérleti feltételekben azonban – fenazinmetoszulfát hatására – közvetlenül vízre és molekuláris oxigénre bomlik, az alábbi egyenletnek megfelelően:



$$4\ {}^{-}OH \longrightarrow 2H_2O + O_2.$$

Az oxigénfejlődéssel jellemezhető *Hill*-féle reakciót a klorofill fotokémiai aktivitásának jellemzésére is fel lehet használni. A *Hill*-féle reakciónak az oxigén felszabadulásával mérhető összefüggése lehetőséget nyújt a klorofill fotokémiai reakcióiban szereplő elektrontranszport-rendszerek fényabszorpciós maximumának kísérleti meghatározásához. Emellett a hidrogéntranszportban szereplő különböző vegyületek, eltérő biokémiai aktivitása ugyancsak befolyást gyakorol a víz fotolízisét követő oxigénfejlődés intenzitására. Ez utóbbi jellemzésére mutat be kísérleti adatokat a 11. táblázat, *Spector* (1956) által közölt adatok nyomán. A vizsgált kinon származékok közül a para-kinon rendelkezik a legnagyobb biológiai hatékonysággal.

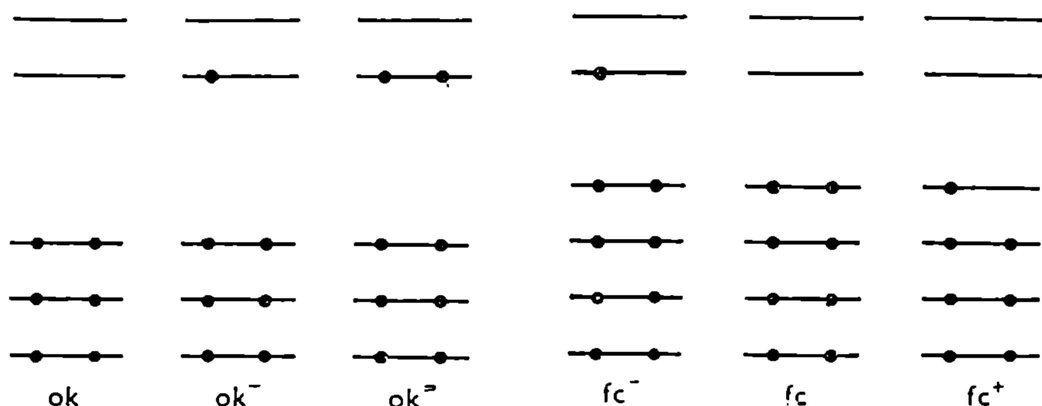
11. táblázat

H_2-akceptorok	$\mu l\ O_2$/perc
para-kinon	6,0
1,2-naftokinon-4-szulfonát	5,0
1,4-naftokinon-2-szulfonát	4,0
9,10-antrakinon-4-szulfonát	1,5

A spenót elkülönített kloroplasztjának Hill-féle reakció-intenzitása 1 mg klorofill/ml szubsztrátumra vonatkoztatva, $\mu l\ O_2$/perc értékekben kifejezve, $2{,}86.10^4$ intenzitású Tungsten-lámpával megvilágítva, *Spector* (1956) által közölt adatok szerint

A FOTOSZENZIBILIZÁTOROK FOTOREDUKCIÓJA

A víz fotolízisén kívüli fotokémiai reakciók ugyancsak nagy jelentőségűek éppen a redox változásokat kiváltó elektrontranszport-folyamatok miatt. A gerjesztett állapotú (indukált) klorofillmolekuláról kiinduló elektrontranszport megváltoztatja a hozzá biokémiai átalakulással kapcsolódó természetes és szintetikus fotoszenzibilizátorok elektromos töltését. A gerjesztés több, egymást követő elektro-kémiai lépésben megy végbe: a szabad gyök keletkezése, az aktiválódás, és az elektrontranszport. Az elektrontranszportban szereplő két tényező fotokémiai reakcióban mért töltésváltozásait *Calvin* (1961) az alábbi módon jellemezte (270. ábra): a két komponens (ftalocianin és orto-klóranil) redox átalakulása fotokémiai elektrontranszporttal kapcsolatos – kísérleti feltételek között.



270. ábra. A ftalocianin és az orto-klóranil elektron-transzport átalakulásokkal kapcsolatos töltésváltozása a fotoszintézis folyamatában, *Calvin* (1961) adatai alapján

A második fotokémiai reakcióban szereplő plasztokinonok (koenzim Q, Q^{254}) *Crane* (1959) analitikai adatai szerint nemcsak a levelekben, hanem a gyökerekben is előfordulnak, noha jelentékenyen kisebb mennyiségben. Miután a plasztokinonok elektrontranszportot katalizálnak a fotoszintézis elsődleges fotokémiai folyamatában, ezért biológiai szempontból kiemelkedő jelentőséget kell tulajdonítani előfordulásuknak. *Crane* adatait a 12. táblázat mutatja be mg/g értékekben. A szerző a plasztokinonok elektrokémiai

12. táblázat

Szerv	Koenzim Q	Q_{254}
Gyökér	0,034	0,018
Hajtás	0,059	0,082

A koenzim Q és a Q_{254} kofaktor előfordulása a lucerna különböző szerveiben mg/g szárazsúlyra vonatkoztatva, *Crane* (1959) kísérleti eredményei nyomán

karaktere alapján feltételezi, hogy amint azok a levelekben a fotokémiai reakció szenzibilizátorai, ugyanúgy a gyökerekben az oxidatív foszforilálás elektrontranszport folyamatainak katalizisében szerepelnek. *Lichtenthaler* (1962) szerint kb. 20–40 klorofillmolekulára jut egy plasztokinon származék – a fotokémiailag aktív kloroplasztban.

AZ ASZKORBINSAV OXIDÁCIÓJA

Az aszkorbinsav a fotoszintézis mindkét fotokémiai reakciójában szerepet játszik. Minden valószínűség szerint a fotodinám rendszerben mint fotoszenzibilizátor működik, redox sajátsága alapján. Az aszkorbinsav magas szintje általában fontos jellemzője a fotokémiailag aktív kloroplasztnak. *Sanadi* (1963) kísérletileg bizonyította, hogy az aszkorbinsav – plasztokinon jelenlétében – közvetlenül képes redukálni a NADP-t. Az ismertetett biokémiai eredmény arra mutat, hogy az aszkorbinsav hidrogén-donátor is lehet a kofermen-

tek felé. Annak alapján, hogy a redox átalakulás a plasztokinonok jelenlétéhez kötött folyamat, fel kell tételezni, hogy ennek katalízisében a klorofill második fotokémiai reakciója vesz részt. Ezenkívül több adat szól amellett is, hogy az aszkorbinsav számos fotoszenzibilizátort direkt úton, azaz nem enzimes katalízissel képes redukálni. Ugyanakkor több szintetikus faktor csak aszkorbinsav jelenlétében képes a gerjesztett klorofillból kiinduló elektrontranszportot serkenteni.

Az aszkorbinsav különleges szerepét – és jelentőségét – a fotoszintézis fotokémiai reakcióiban az a megfigyelés is alátámasztja, hogy a fotokémiailag aktív zöld színtestekben az aszkorbinsavszint csökkenése és az inaktiválódás szoros korrelációs összefüggésben áll egymással.

A HILL-FÉLE REAKCIÓ BIOENERGETIKAI ÉRTÉKELÉSE

A fotoszintézis folyamatában az oxigén fejlődését csupán vörös fényben lehetett kimutatni, amit a 13. táblázat mutat be a *Seliger* és *McElroy* (1965) által közölt adatok szerint. Az aktivált hidroxil-ionokból a víz képződése ugyancsak vörös fényben megy végbe. Nagyon feltűnő azonban, hogy a víz kétszer nagyobb molos mennyiségben keletkezik, mint ahogyan az oxigén felszabadul. A jelenség értelmezése, illetőleg magyarázata egyelőre tisztázatlan. Ezzel szemben a 13. táblázatban összefoglalt bioenergetikai adatok szerint a redukált

13. táblázat

Kvantum	Fény	NADP	ATP	O_2	H_2O
4	infravörös	2	2	0	0
4	vörös	0	0	1	2
2 (ciklikus e transzport)	infravörös	0	3	0	0
8	infravörös	4	4	0	0
8	vörös	0	0	2	4
26 (összesen)		6	9	3	6
sötétben		0	0	0	3

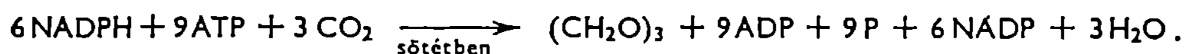
A fény és a sötét reakciók ciklusában a kofaktor (NADP) keletkezése az adenozintrifoszfát (ATP) képződése, a molekuláris oxigén (O_2) fejlődése és a vízkeletkezés egyensúlya, molekulasúlyra vonatkoztatva, az elnyelt fény-kvantummal összefüggésben, *Seliger* és *McElroy* (1965) adatai szerint

koferment (NADPH) és az adenozintrifoszfát szintézise viszont csak infravörös fényben figyelhető meg. A ciklikus elektrontranszportban 2 fénykvantum hatására három molekula adenozintrifoszfát keletkezik; ezzel szemben 8 fénykvantum befolyására négy molekula redukált koferment és ugyancsak négy molekula adenozintrifoszfát keletkezik infravörös, tehát viszonylag kis energiatartalmú besugárzás után. Ugyancsak kiemelkedő fotokémiai és bioenergetikai jelentőségű adat, hogy vörös fény hatására nem keletkezik sem redukált koferment, sem adenozintrifoszfát. *Selinger* és *McElroy* a fotoszintézis fényminimumának reakcióját az alábbi egyenlettel jellemzi:



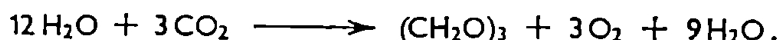
$$6\,NADP + 9\,ADP + 9\,P + 12\,H_2O \xrightarrow[\text{fényben}]{} 6\,NADPH + 9\,ATP + 6\,H_2O + 3\,O_2$$

A sötétben folyó reakció ugyanakkor az alábbi egyenlettel adható meg, annak figyelembevételével, hogy az aktivált hidroxil ionokból ebben a fázisban is keletkezik víz, valamint a széndioxid fixálása is erre a fázisra esik:



$$6\,NADPH + 9\,ATP + 3\,CO_2 \xrightarrow[\text{sötétben}]{} (CH_2O)_3 + 9\,ADP + 9\,P + 6\,NADP + 3\,H_2O\,.$$

A két egyenlet alapján a fotoszintézis mérlege az alábbi egyenlettel jellemezhető:



$$12\,H_2O + 3\,CO_2 \longrightarrow (CH_2O)_3 + 3\,O_2 + 9\,H_2O\,.$$

A széndioxid fixálásával, illetőleg annak redukciójával kapcsolatos kvantumhozam:

$$\frac{\text{kvantum}}{\text{mol } O_2} = \frac{26}{3} = 8{,}7.$$

A fotoszintetikus hányados (kvóciens) viszont:

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1.$$

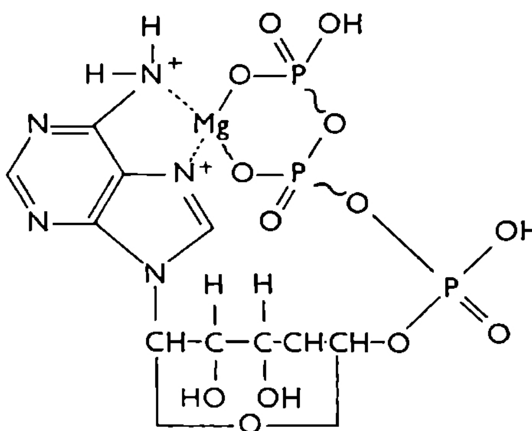
Az említett szerzők adatai szerint az oxigénfejlődést izolált kloroplaszt szuszpenziójában a járulékos pigmentek indítják meg, s az oxigénképződés intenzitását a fotoszenzibilizátor manán és a karotin jelentékenyen serkenti. Ugyancsak figyelemre méltó az is, hogy a citokróm-b_6 által katalizált elektrontranszportot mindig molekuláris oxigén fejlődése kíséri.

A FOTOSZINTETIKUS FOSZFORILÁLÁS

A klorofill által elnyelt sugárzó napfényenergia elektrontranszportot indít meg, ami néhány fotoszenzibilizátor közreműködésében visszakerül újra a klorofillra. Az elektrontranszportot energiatranszfer kíséri, ami a fotokémiailag aktív rendszer közreműködésével nagyenergiájú (makroerg) kötésbe épül be. Ezt *fotofoszforilálás*nak szokás nevezni, és több típusa ismeretes. A fotoszintetikus foszforilálás másik módja abban áll, hogy a víz fotolízisekor aktivált hidrogén kofermentre (NADP) kerül, s a redukált kofaktor oxidálódásakor 51,1 kilokalória szabadul fel – molekulasúlyra vonatkoztatva. Ez a kémiai energia optimális esetekben három makroerg kötés szintézisét biztosítja, azonban csak a három részletben való felszabadulás és értékesülés esetében. Ezt a bioenergetikai okok miatt irreverzibilis folyamatot szokás a *nem ciklikus fotoszintetikus foszforilálás*nak, vagy más néven a *fotoszintetikus foszforilálás folyamatos útjá*nak nevezni.

Összefoglaló monográfiájában *Arnon* (1953) említi először a fotofoszforilálás jelenségét – kísérleti eredményei alapján –, s néhány év múltán már több mint száz tanulmány foglalkozik a Hill-féle reakcióhoz kapcsolódó makroerg kötések képződésének mechanizmusával. A fotoszintetikus foszforilálás a növényi szervezetek energiaforgalmának alapvető fontosságú folyamata. A jelenség nemcsak a fotoszintézis nézőpontjából nagy jelentőségű, hanem a molekuláris biológia bioenergetikai problémáinak tanulmányozása szempontjából is.

A folyamat felismerése és biokémiai mechanizmusának megismerése a modern biológiai világkép kialakításának egyik legfontosabb kérdése – a fehérjeszintézis és a genetikai kód mellett.



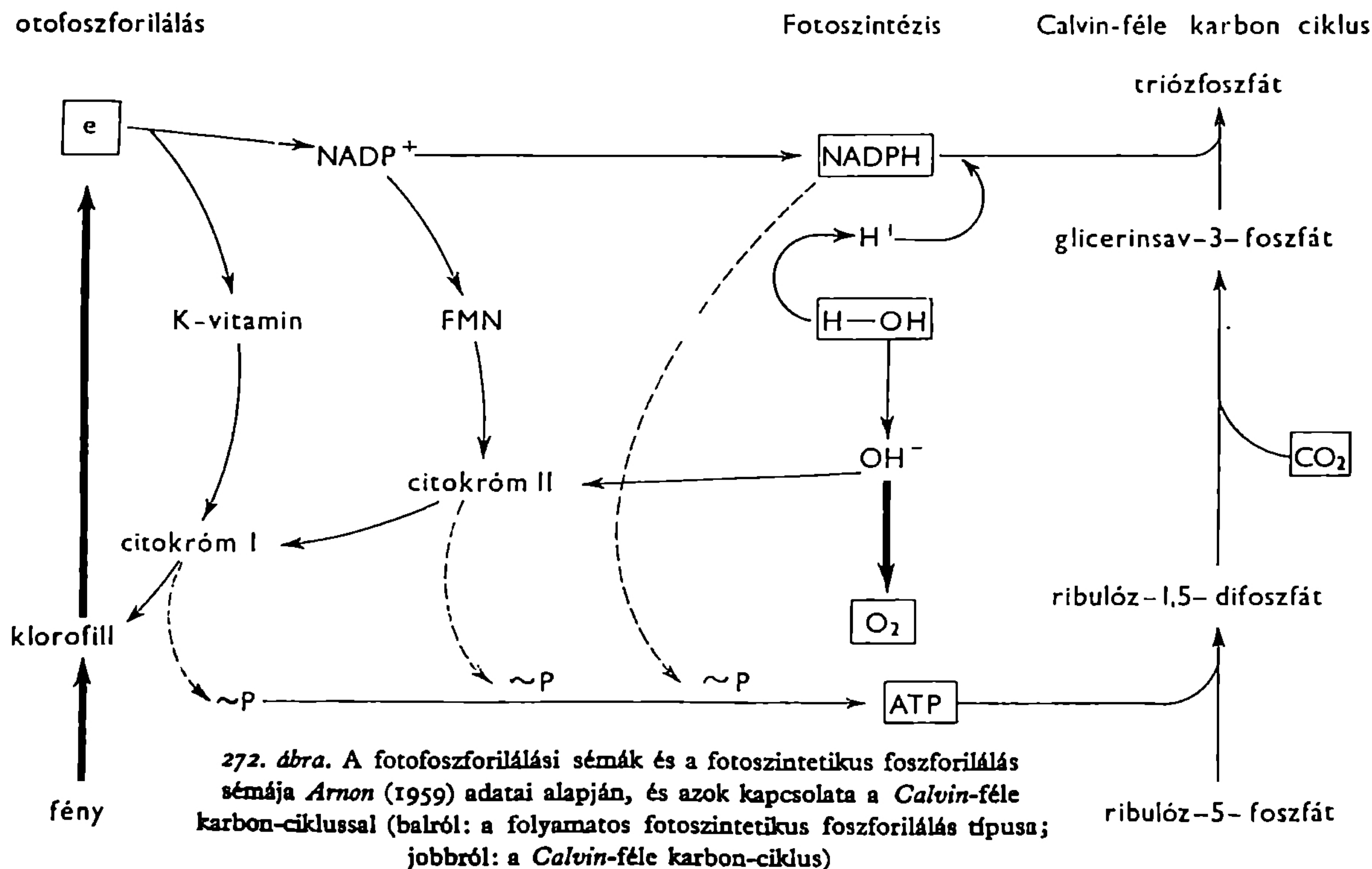
271. ábra. Az adenozintrifoszfát magnézium kelátja, *Szent-Györgyi* (1957) nyomán

A fotoszintetikus foszforilálás folyamatos útja a redukált NADP képződése után teljesen megegyezik az oxidatív foszforilálás mechanizmusával. Az eltérés a redukált koferment képződésében rejlik. A fotoszintetikus foszforilálás folyamatos útja esetében a vízbontás során aktiválódott hidrogén redukálja a kofermentet, míg az oxidatív foszforilálás esetében valamely speciális dehidrogenázról kerül az aktivált hidrogén a kofermentre. A folyamat bioenergetika nézőpontból a továbbiakban teljesen megegyezik. Az *autotróf szervezetek* tehát a napfény sugárzó energiáját két úton: közvetlen elektrontranszport útján (fotofoszforilálás) és hidrogéntranszporttal kapcsolatos redukcióval – képesek kémiai energia formájában felhalmozni.

A folyamatok részletezése előtt a legfontosabb makroerg kötési típusnak, az *adenozintrifoszfát*nak a kémiai szerkezetét és bioenergetikai jelentőségét ajánlatos röviden áttekinteni. A vegyület nukleotid-5-típusú, vagyis a ribóz 5. szénatomjához kapcsolódik a három ortofoszfát, két pirofoszfát típusú kötéssel. *Szent-Györgyi* (1957) az adenozintrifoszfát térbeli konfigurációjában nagyon fontos szerepet tulajdonít a magnézium-ionoknak. A magnézium a láncvégi foszforil-csoport és az adenin-gyűrű között kelát-képződéssel közvetlen kapcsolatot tételez fel. A kelát térbeli konfigurációját a 271. ábra mutatja be. A magnézium-kelát keletkezésével az adenozintrifoszfát-molekula aktiválódik, és az elektron eloszlásában mutatkozó egyenlőtlenség még tovább fokozódik. *Szent-Györgyi* szerint ez a körülmény nagyon fontos szerepet játszik a makroerg kötések reakcióképességének fokozódásában. Az adenozintrifoszfát magnéziumkelátja magyarázza meg azt a további biokémiai tényt is, hogy bár a vegyület két makroerg kötést tartalmaz, mégis vagy csak az egyik, vagy csak a másik értékesülhet, de egyszerre mind a kettő sohasem. Ez abból következik, hogy a kötési energia az egész molekulára szétoszlik, s további energia-felszabadulással kapcsolatos átalakulásra már nincs mód, miután sem az adenozindifoszfát, sem az adenozinmonofoszfát nem képes kelátképzésre. A kelát létét bizonyítja az a tény is, hogy az adenozintrifoszfát magnéziummal alkotott kelátjának fluoreszcenciája is eltér az adenozintrifoszfát fluoreszcenciájától. A fentiek értelmében az adenozintrifoszfát magnézium-kelátja nemcsak az adenozintrifoszfát két azonos értékű makroerg kötését magyarázza meg, hanem az adenozindifoszfát magnéziumkomplexének hiányával közvetlenül indokolja azt a körülményt, hogy az adenozindifoszfát egy makroerg kötése ellenére sem helyettesítheti – bioenergetikai értelemben – az adenozintrifoszfátot, noha abban is csak egyik kötés értékesülhet. Így arra a következtetésre kell jutni, hogy a makroerg kötést tulajdonképpen a magnézium-kelát szimbolizálja.

Az *Arnon*-féle vázlatban (1959) – amelyet módosított formában a 272. ábra mutat be – a fotokémiai gerjesztés következtében a klorofillból elektrontranszport indul el. Az elektront a K-vitamin és a citokróm komponens vagy komponensek (citokróm-b_0, illetőleg — vagy: és — citokróm-f) közvetlenül visszajuttatják a klorofillra. Az elektrontranszportot kísérő energiatranszferálás során az elnyelt fényenergia makroerg kötésbe épül be. Ez a *fotofoszforilálás K-vitaminnal katalizált típusa.* A K-vitamin tulajdonképpen egyik származék csupán, amely mellett számos egyéb analóg vegyület is (K_3-vitamin, K_5-vitamin, menadion, ftiokol stb.) rendelkezik biológiai hatékonysággal. Nagyon valószínű, hogy a naftokinon származékok (koenzim-Q, Q_{235}' stb.) is rendelkeznek elektrontranszferáló sajátsággal.

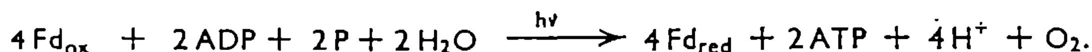
Arnon (1959) a klorofillból kiinduló ciklikus elektrontranszportot öttagú ciklusban is bizonyította. Ez a *flavinmukleotiddal katalizált típus*, amelynek tagjai közt szerepel a klorofill után az oxidált NADP, a flavinmononukleotid, valamint két citokróm. *Arnon* még az azonosítatlan citokróm-II és citokróm-I szimbólumokat használja, amit később mások – elsősorban *Witt* (1966) – a citokróm-b_6 és a citokróm-f komponensekkel azonosított. Ez az öt tagból álló *ciklikus fotofoszforilálási típus* előfordul a fotoszintetizáló baktériumokban, az algákban általánosságban, és a magasabbrendű zöld növényekben is. Nagyon valószínűnek kell tekinteni, hogy a sok tagból álló elektron-transzferáló rendszerben az elnyelt fényenergia kis részletekben szabadul fel, és feltehetően sokkal jobb hatásfokkal épül be kémiai kötésekbe, mint a fentebb ismertetett, kevesebb tagú fotofoszforilálási típus esetében.



272. ábra. A fotofoszforilálási sémák és a fotoszintetikus foszforilálás sémája *Arnon* (1959) adatai alapján, és azok kapcsolata a *Calvin*-féle karbon-ciklussal (balról: a folyamatos fotoszintetikus foszforilálás típusa; jobbról: a *Calvin*-féle karbon-ciklus)

A FOTOSZINTETIKUS FOSZFORILÁLÁS FOLYAMATOS TÍPUSÁNAK VÁZLATA

A víz fotolízisekor aktiválódott hidrogén közvetlenül redukálja az oxidált állapotú ferredoxint, s ezzel egyidejűleg molekuláris oxigén is felszabadul. A fotokémiai reakciókat kísérő energia-transzport nyomán két makroerg kötés keletkezik. A vízbontással kapcsolatos fotokémiai reakciót az alábbi egyenlettel lehet jellemezni:



$$4\,Fd_{ox} + 2\,ADP + 2\,P + 2\,H_2O \xrightarrow{h\nu} 4\,Fd_{red} + 2\,ATP + 4\,H^+ + O_2.$$

Az egyenlet kifejezi a fotoszintézis folyamatának biokémiai lényegét, azonban korrigálásra szorul abban a tekintetben, hogy a víz fotolízisét nem hidrogén-ionok aktiválódásával és molekuláris oxigén keletkezésével kell azonosnak tekinteni, hanem hidrogén- és hidroxil-ionok keletkeznek az első lépésben, amelyet a hidroxil-ionok vízképzése követ, s eközben szabadul fel a molekuláris oxigén, amit fentebb egyenlettel is bemutattunk.

A víz fotokémiai bomlását követő szabadenergia-változásokat *Vennesland* (1965) ismertette, aki kimutatta, hogy a hidrogén-ion aktiválódásakor 67 kilókalória a rendszer szabadenergia-csökkenése. A következő lépésben a kofaktor (NADP) redukálódik, s ebben az állapotban a koferment már 51,1 kiló kalória szabadenergiát képvisel. Nem ismerünk biokémiai, illetőleg bioenergetikai adatot arra vonatkozólag, hogy a *ferredoxin* és a koferment redukciója közötti energiatranszport alatt kimutatható szabadenergia-csökkenés (15,9 kiló kalória) elvész-e az élő szervezet számára, avagy kötésbe épül be.

A ferredoxin mint a kloroplasztban előforduló természetes elektron-karrier (elektront felvevő és továbbító makromolekula) kimutatása és biokémiai szerepének tisztázása *Arnon* (1964) nevéhez fűződik.

A fotoszintetikus foszforilálás folyamatos típusának a makroerg kötések μmol-ban kifejezett szintézise megegyezik az oxigénfejlődés μatomban kifejezett intenzitásával és a NADP redukciójának μmol-ban megadott intenzitásával. (A stöchiometrikus összefüggés rámutat a folyamat biokémiai reakció-egyenletére.)

A fotoszintetikus foszforilálás lényeges vonása, hogy a folyamat egyaránt végbemegy aeréb és anaerób körülmények között, ellentétben az oxidatív foszforilálással, amely csak aerób feltételek között zajlik le. Ezzel szemben a fotoszintetikus foszforilálás csak fényben megy végbe, és teljesen elmarad sötétben, míg az oxidatív foszforilálás nem igényel fényt.

Bioenergetikai vonatkozásban figyelmet érdemel a fotoszintetikus foszforilálás folyamatos típusában szereplő hidrogéntranszport-átalakulások reakcióhőjének értéke, amit a 14. táblázat mutat be, *Calvin* (1961) adatai nyomán. A különböző természetes és szintetikus fotoszenzibilizátorok redukciójának reakcióhőjét lényegesen módosítja a kölcsönhatásban levő aktivált hidrogén-ion, illetőleg hidrogént átadó vegyület.

Arnon (1958) kísérleteinek eredménye szerint a nikotinamidadenin-dinukleotid-foszfát koncentrációjától független a makroerg kötések szintézisének intenzitása, azonban a szintézis együtthalad az oxigén fejlődésével. A rendszerhez adagolt flavinmononukleotid, illetőleg K_3-vitamin hatására az oxigénfejlődés minimumra csökken, ugyanakkor a makroerg foszforil-kötések szintézisének intenzitása három-négyszeresére fokozódik. Ezek szerint a fotoszenzibilizáló faktorok közvetlenül befolyásolják az elektrontranszportot, és elválasztják attól a hidroxilból való oxigénfejlődés mechanizmusát. A negatív korreláció ténye nagyon figyelemre méltó, mert arra utal, hogy a redukált koferment (NADPH) is szerepet játszik a hidroxil ionokból kiinduló molekuláris oxigénképződés folyamatában.

14. táblázat

Hidrogén transzport	ΔH Kcal/mol
porfin + $2H^+$ → klorin	—30
NAD + H^+ → NADH	— 9
klorin + 2NADP → 2 NADPH + porfin	20
H_2O → $2H^+$ + $1/2O_2$	56
porfin + H_2O → klorin + $1/2O_2$	26

A hidrogéntranszport-átalakulások reakcióhője (ΔH) Kcal/mol értékekben kifejezve a fotoszintézis, illetőleg a fotoszintetikus foszforilálás folyamatában, *Calvin* (1961) kísérleti adatai szerint

Ezt a folyamatot a korábbi felfogás alapján a redukált aszkorbinsav befolyásolja elsősorban.

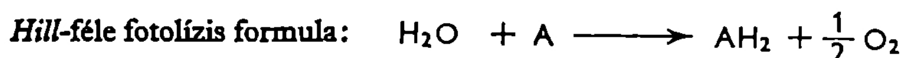
Az aktivált hidrogén-ionok termodinamikai jelentőségét a szabadenergia-csökkenéssel kapcsolatos hidrogén- és elektrontranszport átalakulásokkal az 273. ábra mutatja be, félig grafikus ábrázolásban. A kilókalória (Kcal) szabadenergia-változás értékeit távolsággal arányosan fejezi ki az ábra, ugyanakkor a különböző hidrogén donátorok és kofermentek szabadenergia-transzferálásával együttjáró, voltokban kifejezett termodinamikai potenciálváltozást ugyanakkor táblázatosan mutatja be. A 273. ábra vázlatosan azt mutatja, hogy a redukált koferment három lépésben végbemenő oxidálódásakor a rendszer szabadenergiacsökkenése egyidejűleg három nagyenergiájú kötés bioszintézisét teszi lehetővé.

A FOTOLÍZIS ÉS A FOTOSZINTETIKUS FOSZFORILÁLÁS KAPCSOLATA

A fotolízis hidroxil-karrierje (*Y*), a fenazinmetoszulfát – mint csak szintetikusan ismert koferment – enzimszerű aktivitással katalizálja a molekuláris oxigén keletkezését aerób és anaerób feltételek között egyaránt. Ugyanakkor a folyamat csak fényben működik. A természetes hidroxil-karrier még nem ismeretes, de nem eléggé ismerjük az oxigén fejlődésével kapcsolatos fotokémiai reakció mechanizmusát sem, s így természetesen az átalakulások bioenergetikájának kérdése még fel sem vethető.

Az alább bemutatott *fotolízis formulák* nagy része éppen ezért hanyagolja el a hidroxilionok akceptorának és biokémiai mechanizmusának a jelentőségét. A hidroxil-karrierrendszer jelentőségét a formulák közül az *Arnon*-féle veszi leginkább figyelembe, s két egyenlettel jellemzi a víz fotolízisét. Az *Avron-Jagendorf*-féle formula egy egyenlettel törekszik kifejezni ugyanezt a törvényszerűséget, azonban látszatra úgy tűnik, mintha $2H_2O$-val egyszerűsíteni lehetne az egyenlet bal és jobb oldalát. A *Hill*-féle eredeti és a *Whittingham*-féle, a hidroxilból eredő oxigénfejlődést is figyelembe vevő formula csupán egy kofaktorral számol (*A*), noha a legutóbbi évek kísérleti eredményeit figyelembe véve legalább három kofaktort (*X*, *Y*, *Z*) kell számításba venni.

Fotolízis formulák

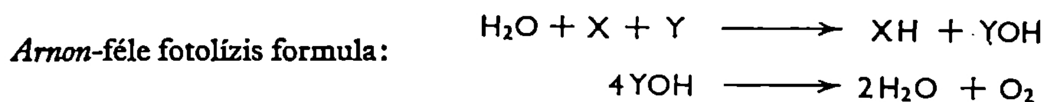
Hill-féle fotolízis formula: 

$$H_2O + A \longrightarrow AH_2 + \frac{1}{2}O_2$$

Szubsztrátum dehidrogenálás		Redox transzport – ΔG Kkal/mol termodinamikai potenciál változás						
		elektron karrier rendszer	elektron	hidrogén	szubsztrátum $2H^+$	enzimenergia felszabadulás	makroerg kötés	
hidroxi-butiril-CoA	–2e, $-2H^+$				55,5			
izocitromsav	–2e, $-2H^+$				52,5			
		NAD				51,1		
		NADP						
etilalkohol	–2e, $-2H^+$				47,0			
tejsav	–2e, $-2H^+$		2e	$2H^+$	46,6			
almasav	–2e, $-2H^+$				44,8			
		flavin-nukleotid				40,0	11,1	~ P
		citokróm				38,7	12,3	
borostyánkősav	–2e, $-2H^+$				35,7			
			2e	$2H^+$				
		citokróm — c				24,8	15,2	~ P
		citokróm — a				23,2	15,5	
			2e					
		$1/2\ O_2 \rightarrow O^{2-} + 2H^+ \rightarrow H_2O$					24,8	~ P
							23,2	

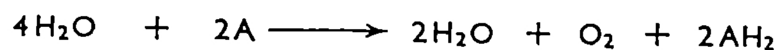
273. ábra. A dehidrogenálás mechanizmusának elektron- és hidrogén-transzportja, a szabadenergia transzfer-átalakulások termodinamikai potenciál- (ΔG) változásának (Kkal/mol) feltüntetésével

Arnon-féle fotolízis formula:



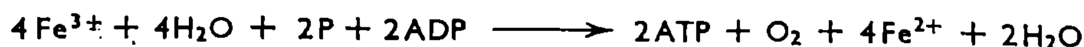
$$H_2O + X + Y \longrightarrow XH + YOH$$
$$4\,YOH \longrightarrow 2H_2O + O_2$$

Whittingham-féle fotolízis formula:



$$4H_2O + 2A \longrightarrow 2H_2O + O_2 + 2AH_2$$

Avron- és *Jagendorf*-féle fotolízis formula:



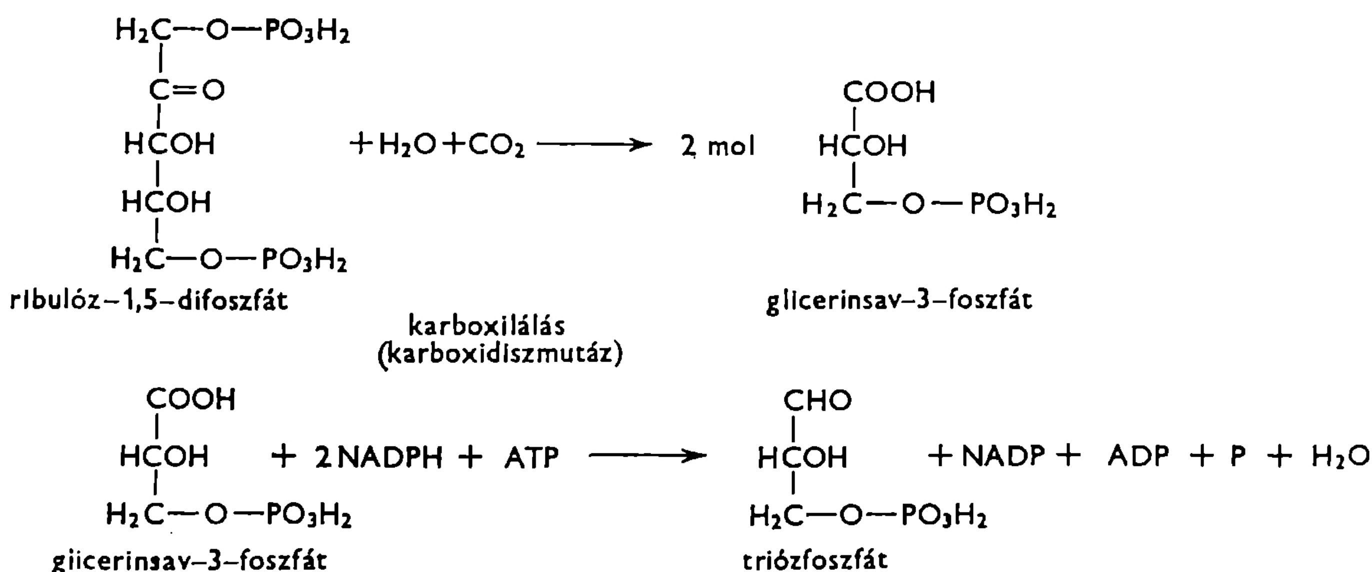
$$4Fe^{3+} + 4H_2O + 2P + 2ADP \longrightarrow 2ATP + O_2 + 4Fe^{2+} + 2H_2O$$

A fotoszintetikus foszforilálás folyamatos típusában, illetőleg a fotoszintézis folyamatában a vízmolekula fotolízisekor aktiválódott hidrogén a kofermentet (NADP) redukálja. A redukált koferment (NADPH) viszont nemcsak a terminális oxidázok (citokróm-oxidáz) felé szállítja az aktivált hidrogén-iont, hanem közvetlenül redukálni is képes az elemi ként, illetőleg a molekuláris nitrogént. Az előbbi a *kemoszintézis* egyik tipikus példája, mikor is a kénből az aktivált hidrogén-ion hatására kénhidrogén keletkezik, amint azt *Whittingham* (1959) kísérleteinek eredményei alapján vázolja. A molekuláris nitrogén amino, illetőleg ammónium-ionos redukcióját a *nitrogénfixálás* útján *Yocum* (1960) részletesen ismertette összefoglaló tanulmányában. A fotoszintetikus foszforilálás vázlatának hidrogén-transzportja és a nitrogénfixálás közötti biokémiai kapcsolat valószínűleg nemcsak elméleti nézőpontból kiemelkedő jelentőségű. (Meg kell említeni még azt a körülményt is, hogy a molekuláris oxigénfejlődés analógiájára *Arnon*ak (1960) kísérleti körülmények között sikerült kimutatnia a molekuláris hidrogén fejlődését is, ami természetesen biokémiai és bioenergetikai vonatkozásban alárendelt jelentőségű.)

A SZÉNDIOXID-FIXÁLÁS A FOTOSZINTÉZIS FOLYAMATÁBAN

A széndioxid-megkötés folyamatának és az elsődleges termék kimutatásának munkájában számos kutató közreműködött. A tudománytörténeti összefoglalás és áttekintés helyett célszerűbb a kérdés mai állásával foglalkozni. *Calvin* (1956) nagy érdeme, hogy a pentóz-foszfát (oxidatív és reduktív) ciklusok egyes köztes termékeit összefüggésbe hozta a vázlatban bemutatott karboxilatív és regeneratív szakasszal. Ezzel lényegileg a fotoszintetikus széndioxid-megkötésben szerepet játszó összes vegyületet ciklusba zárta. A *Calvin*-féle karbon-ciklust – három fázisra tagolva (karboxilálási fázis, reduktív fázis, regeneratív fázis) – a 274. ábra mutatja be.

A fotoszintetikus széndioxid-fixálás legfontosabb szakaszának a *karboxilálási fázis* tekinthető. Ebben a fázisban köti meg a ribulóz-1,5-difoszfát a széndioxidot, miközben két molekula glicerinsav-3-foszfát keletkezik, a mellékelten bemutatott átalakulás szerint. A széndioxid fixálásakor egy molekula víz is felhasználódik a glicerinsav-3-foszfát molekulák keletkezésekor.



karboxilálási fázis
ADP
ATP
ribulóz-5-P → ribulóz-1,5-difoszfát
$+H_2O$
$+CO_2$
→ glicerinsav-3-foszfát
ATP
ADP
glicerinsav-1,3-difoszfát
NADH
NAD
glicerinaldehid-3-P
xilulóz-5-P
ribóz-5-P
szedoheptulóz-7-P
—P
szedoheptulóz-1,7-difoszfát ← dioxiaceton-3-P
eritróz-4-P
fruktóz-1,6-difoszfát
—P
glükolaldehid
fruktóz-6-P
regeneratív fázis
reduktív fázis

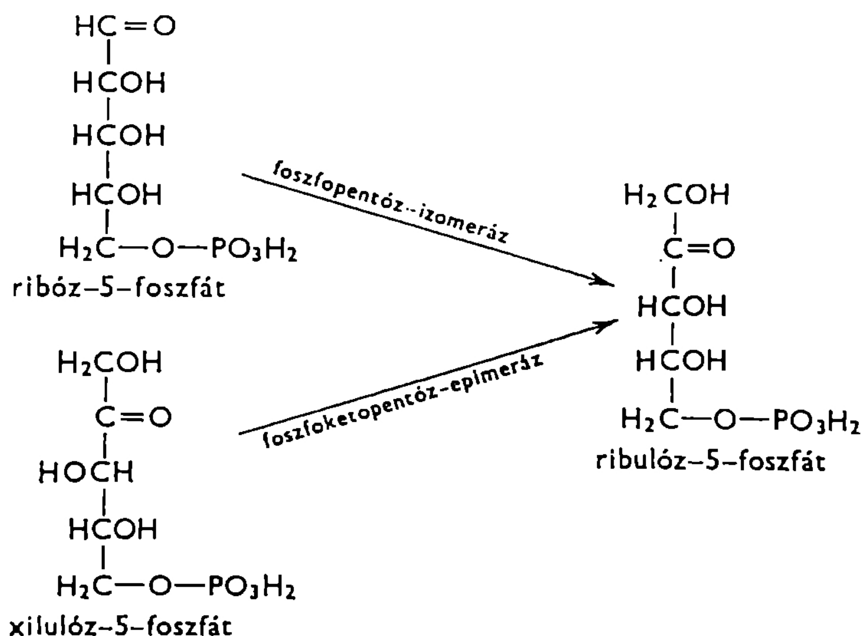
274. ábra. Reduktív pentózfoszfát-ciklus

A glicerinsav-3-foszfát redukált koferment (NADPH) jelenlétében alakul át triózfoszfáttá, ami már cukornak tekinthető. A fotoszintézis folyamán keletkezett redukált koferment ilyen módon szorosan kapcsolódik a széndioxid megkötését követő cukorszintézishez.

A karboxilálási fázis kiindulási terméke, a ribulóz-5-foszfát az adenozintrifoszfát terhére foszforilálódik és ribulóz-1,5-difoszfát keletkezik, adenozindifoszfát mellett.

A karboxilálási fázist összeköti a regeneratív fázissal a ribulóz-5-foszfát szintézise ribóz-5-foszfátból, illetőleg xilulóz-5-foszfátból. Miután a karboxilálási fázis fontos kiindulási termékéről van szó, ezért a két biokémiai reakciót részletesen is bemutatjuk.

A két átalakulást a foszfopentóz-izomeráz, illetőleg a foszfotopentóz-epimeráz katalizálja.



A *reduktív fázis*ban a glicerinsav-3-foszfát az adenozintrifoszfát terhére foszforilálódik, miközben glicerinsav-1,3-difoszfát keletkezik. A tulajdonképpeni redukció során redukált koferment (NADPH) hatására a fenti termékből glicerinaldehid-3-foszfát képződik, egyidejű defoszforilálás mellett. A továbbiakban dioxiaceton-3-foszfát, s a két 3-szénatomos vegyület addíciójában fruktóz-1,6-difoszfát keletkezik. Ez utóbbi vegyületből viszont az összes cukor keletkezése könnyen levezethető.

A *regeneratív fázis* csaknem teljesen megegyezik a pentózfoszfát-ciklus köztes vegyületeivel, s végül is ribóz-5-foszfát, illetőleg xilulóz-5-foszfát keletkezik, amelyek átalakulási reakcióit fentebb már ismertettük.

Arnon (1960) adatai szerint a zöld színtestek szuszpenziójának széndioxid-megkötése során keletkezett elsődleges termék (glicerinsav-3-foszfát) már 1/10 másodperces megvilágítás után is jól kimutatható kromatográfiával, radioaktív szénnel (C-14) jelzett széndioxid beépülése alapján.

Ugyancsak *Arnon* (1958) mutatott rá, hogy a spenótlevélből elkülönített klorofillmentes zöld színtestek sötétben is képesek széndioxid megkötésére – koferment (NADP) és adenozintrifoszfát jelenlétében. E kísérleti eredményeket a 15. táblázat szemlélteti. A há-

15. táblázat

Koferment és ATP	hidrogén-donátor	14-CO_2 fixálás 1000 imp/perc
NADP	glükóz-6-foszfát	3,3
ATP	glükóz-6-foszfát	45,0
NADP + ATP	glükóz-6-foszfát	171,0
NADP	6-foszfo-glükonát	7,2
ATP	6-foszfo-glükonát	17,0
NADP + ATP	6-foszfo-glükonát	190,0
NADP	izocitrát	16,0
ATP	izocitrát	95,0
NADP + ATP	izocitrát	292,0

Spenótlevélből elkülönített klorofillmentes színtestek radioaktív széndioxid-fixálásának intenzitása 1000 impulzus/perc adatokban kifejezve, sötétben, külön-külön és együtt adagolt koferment (NADP) és adenozintrifoszfát (ATP) befolyására, különböző hidrogén-donátorok jelenlétében, *Arnon* (1958) kísérleti eredményei szerint

romféle hidrogén-donátor közül – mindegyik kísérleti változat esetében – az izocitrát váltotta ki a legnagyobb intenzitású széndioxid-megkötést. Koferment és adenozintrifoszfát jelenlétében átlagosan 20–50-szeresére fokozódott a radioaktív széndioxid beépülése a klorofillmentes színtest-szuszpenzióba.

Arnon fenti eredményei alapján nagyon érzékenyen el lehet különíteni a fotolízis, a fotoszintetikus foszforilálás és a széndioxid-fixálás folyamatát specifikus gátlók segítségével, amit a 16. táblázat ábrázol. A gátló anyagok szelektív alkalmazásával a három biokémiai mechanizmust külön-külön lehet jellemezni. A gátlások jelentékeny részét megfordítható módon fel lehet oldani K-vitamin adagolásával.

16. táblázat

Inhibitorok mol-os oldatokban	Fotolízis	Fotoszintetikus foszforilálás	Széndioxid-fixálás
10^{-4} fenantrolin	83	58	73
8.10^{-4} dinitrofenol	50	82	87
$2,5.10^{-4}$ p-klórmerkuribenzoát	0	85	94
10^{-5} metilénkék	0	93	95
2.10^{-3} arzenit	0	7	99
5.10^{-3} jódacetamid	0	—	79
10^{-2} jódacetamid	0	10	—
5.10^{-7} p-klórdimetilkarbamid	0	93	—

Speciális inhibitorok gátló hatása a fotolízis, a fotoszintetikus foszforilálás és a széndioxid-fixálás intenzitására, a kontrollhoz viszonyított %-ban kifejezve, *Arnon* (1958) által közölt adatok alapján.

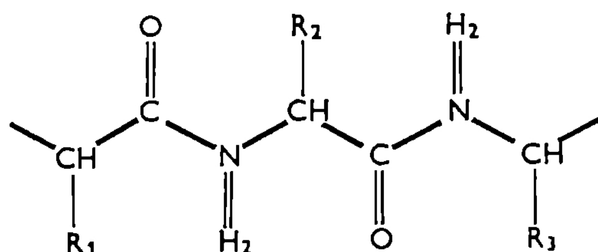
NITROGÉN ANYAGCSERE

A nitrogéntartalmú vegyületek közül a fehérjéket felépítő aminosavak és a nukleinsavak bázisösszetevői a legnagyobb biológiai jelentőségűek. Az aminosavak és a nukleinsavbázisok bioszintézise a mikroorganizmusok és a növényi szervezetek alapvető sajátsága, amelyektől a heterotróf táplálkozású állati szervezetek szöveteinek anyagcseréje nagyon eltér.

A légköri molekuláris nitrogén megkötésének mechanizmusát a XIX. század végén *Jodin*, *Berthelot*, *Winogradsky* és *Beijerinck* tárták fel. Kimutatták, hogy hüvelyesek gyökerével együttélő mikroorganizmusok *(Azotobacter chroococcum, Clostridium pasteurianum)* kémiailag kötik a molekuláris nitrogént, miután tiszta tenyészetekben a gáztér nitrogéntartalma csökkent. A nitrogén kötésének folyamatában a gyökérgümőkben élő mikroorganizmusok ammóniává, illetőleg ammónium-ionná redukálják a nitrogént. Az ammóniából speciális dehidrogenázok hatására amino csoport keletkezik a keto csoportok helyén. Ilyen módon az amino csoportok, illetőleg az aminosavak bioszintézise levezethető az alfa-keto-savakból. Az amino csoportok áthelyeződésének (transzaminálás) modelljével a 20 esszenciális (fehérjében előforduló) aminosav kölcsönhatása is indokolttá válik.

A nitrát-redukció is jellegzetesen növénybiokémiai folyamat, amelynek során ugyancsak ammónia, illetőleg ammónium-ion képződik. A nitrát redukciójában szereplő enzim hatócsoportja a hat vegyértékű molibdén. Az ammónium-ion nagyfokú áthatoló képessége miatt károsítja az élő sejteket, s néhány kultúrnövény kivételével (pl. rizs) ez a körülmény kimutatható a növények ionfelvételekor. A nitrátfelvétel folyamata aktív élettani mechanizmus, miután sejtlélegzést gátló anyagok hatására a felvétel és a felhalmozódás is csökken. A viszonylag nagyobb mennyiségű nitrát felhalmozódása sem okoz a növényi szövetekben anyagcserezavart, s a magasabbrendű növényekben általában nitrát alakjában történik a szervetlen nitrogén felvétele. A nitrát-redukció több lépésben végbemenő biokémiai reakciósor, ami végül is amino csoport képződéséhez vezet.

Az alfa-aminosavak szerkezetét és biokémiai jelentőségét részletesen ismerteti számos összefoglaló kézikönyv. (Az alfa jelölés arra vonatkozik, hogy a karboxil csoporthoz legközelebbi szénatomhoz kapcsolódik az amino csoport.) A fehérjékben az egyik aminosav a karboxil gyökével kapcsolódik a másik aminosav amino csoportjához, víz kilépése mellett. A =CH—CO—NH—CH= típusú peptidkötések hosszú sora egy dimenzióban polipeptid láncot alkot, amely a fehérjemolekula vázát alkotja, az alábbi szerkezetnek megfelelően:



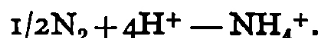
A peptidkötés monoton ismétlődése adja a fehérjék vázát. A vázlatosan jelölt R_1, R_2, R_3 stb. gyökök viszont az egyes alfa-aminosavakat tüntetik fel. A polipeptidláncban az aminosavak egy dimenzióban kialakult sorrendje hozza létre a fehérje elsődleges szerkezetét. A peptidláncba épült aminosavak szabad gyökei (szulfhidril, szabad amino stb.) közvetlenül kapcsolódhatnak egymáshoz, miközben két és három dimenzióban kialakult másodlagos, illetőleg harmadlagos szerkezetek képződnek. A polipeptidláncban előforduló két szabad szulfhidril csoport diszulfidkötés keletkezése közben kapcsolódik össze, és így a lánc kétdimenziós szerkezetűvé válik. Eközben az is megállapítható, hogy a másodlagos szerkezetet is az aminosavak sorrendje határozza meg a fehérjékben, amint az a szerkezetvizsgálatok alapján a legutóbbi években ismeretessé vált.

A fehérje-szintézisben szereplő nukleinsavak mint polinukleotid alapelemekből álló makromolekulák, jellegzetesen polimer szerkezetűek. A *Jacob* és *Monod* (1961) elmélet, s a *Watson* és *Crick* (1953) modell alapján *Ochoa* (1964) közvetlenül bizonyította, hogy a polipeptidláncban az aminosavak sorrendjét a nukleinsavak bázis-sorrendje határozza meg. A nukleinsav-anyagcsere és a fehérje-szintézis kapcsolatát a későbbi fejezetekben részletesen ismertetjük.

A NITROGÉN FIXÁLÁSA

A legutóbbi évek biokémiai kutatásai derítették ki, hogy a légköri, molekuláris nitrogén megkötésében speciális dehidrogenázok vesznek részt. A molekuláris nitrogént aktivált hidrogén-ionok redukálják, amit – 20 volt redox-potenciál változás kísér. A hidrogéntranszferálásban szereplő kofaktor valószínűleg ferrodoxin, amiről a koferment (NADP), illetőleg a flavinmononukleotid-rendszer felé halad az aktivált hidrogén-ion. *Carnahan* és *Castle* (1963) szerint a redukált ferredoxin viszont speciális dehidrogenázokra szállítja az aktivált hidrogén-ionokat.

A legáltalánosabb egyenlet szerint a redukció során ammónium-ion képződik:



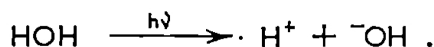
$$1/2N_2 + 4H^+ — NH_4^+.$$

A nitrogén megkötésének mechanizmusát számos mikroorganizmus anyagcseréjében bizonyították. A legrégibb adat az *Azotobacter chroococcum*, a *Clostridium pasteurianum* és a *Bacillus radicicola* (újabb génusz-nevén *Rhizobium*) nitrogénkötése. Számos alga tiszta tenyészetében is sikerült kimutatni a nitrogén fixálását, sőt még magasabbrendű zöld növények levelén is. A *Nostoc* nitrogén fixálásának intenzitása pl. szoros kapcsolatban áll a környezeti feltételekkel, mert amennyiben nagy mennyiségben fordul elő nitrogéntartalmú vegyület az algában, akkor szünetel a nitrogén megkötése, viszont viszonylag kisebb koncentráció esetén az intenzitás jellegzetesen fokozódik.

A gyökérgümőben a nitrogénkötő baktériumok szoros anyagcsere-kölcsönhatásban élnek a gazdanövény szöveteivel. Az élettanilag aktív gümőkben viszonylag nagy mennyiségben halmozódnak fel vastartalmú, porfirinvázas vegyületek (hem stb.), amelyek közvetve vagy közvetlenül fontos szerepet játszanak a nitrogénkötésben.

A nitrogén-megkötés folyamatának megismerésében nagyon fontos előrehaladást jelentett *Arnon* (1958, 1960, 1964) kísérleti eredménye, aki közvetlenül bizonyította, hogy a víz fotolízisekor aktiválódott hidrogén is redukálja a molekuláris nitrogént, illetőleg az elemi

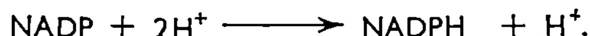
ként. A víz fotokémai bomlásakor a termodinamikai potenciálváltozás 67 kilokalória, amit az első lépésben a ferredoxin katalizál:



$$HOH \xrightarrow{h\nu} H^{+} + {}^{-}OH .$$

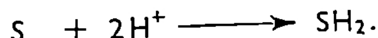
(A hν a sugárzó fényenergia egysége: a kvantum.) A ferredoxin elektron-transzferáló fehérje, amit *Tagawa* és *Arnon* (1962) különített el, s tisztított állapotban meghatározta számos fiziko-kémiai sajátságát. Kísérletileg bizonyították, hogy a ferredoxin a víz fotokémiai bomlásakor aktiválódott hidrogén-ionokat közvetlenül transzferálja a kofermentekre. A magasabbrendű zöld növények leveleiben való ferredoxin előfordulását *Stahmann* (1963) is megerősítette.

Az aktivált hidrogén-ion közvetlenül redukálja a kofermentet (NADP-t):



$$NADP + 2H^{+} \longrightarrow NADPH + H^{+}.$$

A nitrogénkötés folyamatához hasonlóan az aktivált hidrogén az elemi kén redukciójára is képes, amint azt *Arnon* (1960), és *Whittingham* (1961) ismertette. A kén fotokémiai folyamathoz kapcsolódó redukciója a kénbaktériumok autotróf táplálkozásának egyik típusa:



$$S + 2H^{+} \longrightarrow SH_2.$$

A fentebb ismertetett hidorgén transzport átalakulásokat kísérő energia-transzport alatt nagyenergiájú foszfátkötés keletkezik. A nitrogénkötéssel kapcsolatos makroerg foszfátkötés szintézise miatt a folyamatot *Yocum* (1960) *nitrogénkötő foszforilálás*nak nevezte, és az alábbi egyenlettel jellemezte:



$$N_2 + 8H^{+} + ADP + P_{anorg} \longrightarrow 2NH_4^{+} + ATP.$$

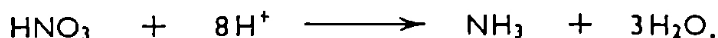
Bioenergetikai szempontból nagyon fontos, hogy a nitrogénmegkötést 21 kilokalória szabadenergia-változás kíséri, ami az átalakulás folyamán nagyenergiájú foszfátkötésbe épül. E folyamatban a sugárzó fényenergia kémiai energiává alakul át, és ilyen formában halmozódik fel a működő sejtekben. Ugyancsak *Yocum* (1960) ismertette, hogy a nitrogénkötés mechanizmusa oxigént igényel (aerób), minthogy oxigén jelenlétében 20-szor intenzívebb a folyamat, mint annak hiányában. Ha a nitrogén-fixálást a nagyenergiájú foszfátkötések szintézisének (P) intenzitására vonatkoztatjuk és a biokémiai redukcióban szereplő elektrontranszport (*e*) arányát kiszámítva azt kapjuk, hogy a *P/e* hányados oxigén jelenlétében 1,5, míg oxigén hiányában csupán 0,08.

Ezekhez a kísérleti adatokhoz hasonlóan a nitrogénkötés folyamatát *Jose* és *Wilson* (1959) stabil nitrogén (N^{15}) segítségével közvetlenül kapcsolatba hozta az oxidatív sejtlélegzéssel. Ezzel bebizonyosodott, hogy az oxidatív foszforilálás folyamatához kapcsolódó hidrogéntranszport is redukálja a molekuláris nitrogént. Nagyon valószínű, hogy a nitrogénkötő baktériumokban ez a biokémiai folyamat biztosítja a molekuláris nitrogén redukcióját. Ezzel szemben a fotokémiailag aktív algákban a nitrogénkötés a sugárzó energiának kémiai energiává való átalakításához kapcsolódik. Ez utóbbi esetben a víz fotolízisével meginduló hidrogéntranszport redukálja a molekuláris nitrogént, s az átalakulást kísérő energiatranszport biztosítja, a nagyenergiájú foszfátkötések szintézisét.

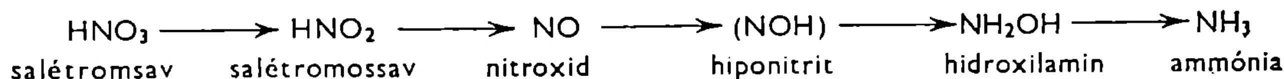
A nitrogén megkötésének folyamatában végeredményben ammónium-ion keletkezik, amely kiindulási anyaga az amino csoportok bioszintézisének.

NITRÁT-REDUKCIÓ

A nitrát-redukció is jellegzetesen növény-biokémiai folyamat. Az alábbi alapegyenlet szerint a nitrátot nyolc atom aktivált hidrogén-ion redukálja:

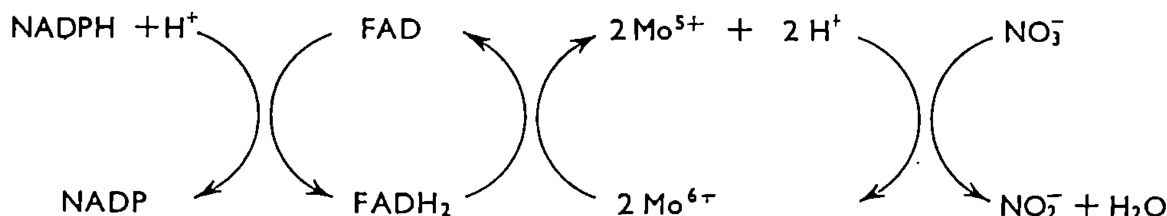


Az átalakulás folyamata öt biokémiai reduktív reakcióra vezethető vissza:



A hat átalakulási termék közül a nitroxid stabilitása igen csekély, míg a hiponitrit keletkezése csupán elméleti lehetőség. A hidroxilamin előfordulásával és a reakcióláncban való képződésével minden bizonnyal számolni kell, azonban nagyon valószínű, hogy keletkezése pillanatában azonnal továbbalakul, illetőleg elbomlik.

A redukcióban szereplő hidrogén-ionokat koferment (NADP) szállítja. A nitrát→nitrit átalakulást *Kessler* (1964) szerint az alábbi hidrogén-transzport folyamattal lehet jellemezni:

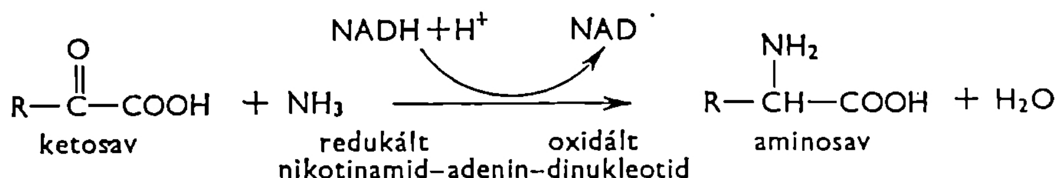


A biokémiai átalakulást a nitrátreduktáz katalizálja, amelynek a molibdén az aktív ható csoportja. (Molibdénhiányos tápoldatban nevelt növényekben a nitrát-redukció intenzitása jellegzetesen csökken.) *Kessler* adatai szerint a nitrit-reduktáz réztartalmú ható csoportja katalizálja a nitroxid képződését. A következő reduktív átalakulásban egy hidrogén-ion kapcsolódik a gyökhöz, a folyamatot a vastartalmú flavoprotein katalizálja és hiponitrit keletkezik. A nagyon bomlékony hidroxilamin keletkezését réz és vastartalmú flavoprotein biztosítja. Végül az utolsó reakciót a hidroxilamin-reduktáz (NAD) katalizálja, aminek működése révén ammónia (ammónium-ion) képződik.

Az ammónia, a rizs és néhány más kultúrnövény kivételével általában mérgező hatású a növényi szövetekre, mert gyors áthatoló képessége miatt intenzíven denaturálja a plazmafehérjéket. A kis mennyiségben előforduló ammónium-ion a széndioxiddal összegeződve karbamid képződéséhez vezet. Ez a méregtelenítési mechanizmus az egyik legáltalánosabb biológiai típus. A karbamidot az adenozintrifoszfát (ATP) defoszforilálódással karbamilfoszfáttá alakítja, ami viszont az aminosavak bioszintézisének kiindulási anyaga.

Az aminosavak bioszintézisének mechanizmusához szorosan kapcsolódik az ammóniumionok aminálási reakciója, a megfelelő ketosavak jelenlétében.

A nitrogén megkötése, illetőleg a nitrát redukciója során képződött ammóniából könnyen levezethető az aminosavak bioszintézise. A biokémiai reakció során alfa-ketosavból alfa-aminosav keletkezik, s a redukciót nikotinamid-adenin-dinukleotid koferment katalizálja. Az átalakulást az alábbi egyenlet jelöli:



Ez az *aminálási* folyamat mint legáltalánosabb típus, *Karlson* (1965) szerint egyaránt érvényes a piroszőlősav → alanin, az alfa-ketoglutársav → glutaminsav stb. átalakulásokra. A növényi szövetekben a glutaminsav és az aszparaginsav keletkezése a legintenzívebb, különösen a merisztémákban és a levélparenchimákban.

A glutaminsav és az aszparaginsav amino-csoportjainak áthelyezésével mint *transzaminálási* mechanizmussal a legtöbb aminosav bioszintézise levezethető. Az aminosavak anyagcseréjében ily módon nagyon fontos szerepet játszik a glutaminsav és az aszparaginsav transzamináza, illetőleg a két aminosav amidjának glutamin, aszparagin transzamináza. A transzamináz hatócsoportja a pirodoxálfoszfát, amit lizin (alfa-epszilon-diaminokapronsav) kapcsol az inaktív enzimhez. A transzaminázok nagyon fontos szerepet játszanak az aminosavak anyagcseréjében [*Sakami* és *Harrington* (1963), *Kretovich* (1965), továbbá *Jones* (1965)]. *Karlson* (1965) vázlatosan közli a transzaminálási mechanizmus enzimes átalakulási modelljét. Az első lépésben a piridoxálfoszfát aminálódik, miközben piridoxaminná alakul, ezt követi a megfelelő ketosavon a transzaminálás:



piridoxamin + piroszőlősav → piridoxál + L-alanin.

A transzaminálás még általánosabb egyenlete szerint az amino és a keto csoportok kölcsönösen kicserélődnek a két vegyületben:



glutaminsav + piroszőlősav → alfa-ketoglutársav + alanin.

A fenti átalakulással analóg megy végbe a valin, az izoleucin stb. képződése glutaminsavból és annak amidjából, a glutaminból. A glutamint és az aszparagint mint a transzaminálás legfontosabb kiindulási anyagait – az amino csoportok tárolóinak lehet tekinteni.

A *dezaminálás* az aminálás folyamatának ellentéte, amelynek során az aminosavból a megfelelő ketosav keletkezik, és redukált koferment mellett ammónia szabadul fel. *Karlson* a dezaminálás intenzitásáról is közöl adatokat, amennyiben a dezamináló aminosavoxidáz egy molekulája percenként hat aminosavat bont le. A legutóbbi években sikerült bizonyítani, hogy a *D* és az *L* a jobbra *(D)* és a balra *(L)* forgató sztereoizomer aminosavakat külön speciális aminosavoxidáz dezaminálja.

Bizonyítást nyert, hogy az *L*-glutaminsav-dehidrogenáz azonos a kofermenttel (NAD), és más esetben a speciális aminosavoxidáz a flavinmononukleotid-rendszernek felelt meg.

A dehidrogenázok által aktivált hidrogén-ionok molekuláris oxigénnel (O_2) is kapcsolódhatnak, miközben hidrogénperoxid képződik. Ezt a folyamatot *oxidatív dezaminálás*nak nevezik – az aminosavoxidázok molekuláris oxigént aktiváló jellege miatt.

A FEHÉRJE-SZINTÉZIS

A fehérje-szintézis folyamatának vázlatos ismertetése előtt tekintsük át a nukleinsavak kémiai összetételének, szerkezetének és biokémiai jelentőségének kérdését. A nukleinsavak anyagcseréjének és a fehérje-szintézisben vitt alapvető szerepének biokémiai mechanizmusát részletesen tárgyalja *Straub* (1965), *Krámer* (1963), *Doby* (1959, 1965) és *Szende* (1965) magyar nyelven, a molekuláris biológia nézőpontjából. A nukleinsavaknak a fehérje-szintézisre gyakorolt alapvető befolyását kitűnő részletességgel és a lényeget kiemelő hangsúllyal foglalja össze *Davidson* és *Cohn* (1964), *Karlson* (1965), *Crick* (1964), és *Watson* (1965) angol, továbbá *Kretovics* (1960) és *Frank* (1965) orosz nyelven.

A NUKLEINSAVAK SZEREPE A FEHÉRJE-SZINTÉZISBEN

A nukleinsavak legfontosabb komponensei a nukleinsav-bázisok. Ezek purin (adenin, guanin, hipoxantin) és pirimidin (citozin, uracil, timin) származékok. A nukleinsavak két fő típusa különbözik egymástól a pirimidin bázisok összetétele tekintetében. Ugyanis az *uracil csaknem mindig ribonukleinsavban fordul elő, míg a timin kizárólagosan dezoxiribonukleinsav alkotórésze*. A nukleinsav-bázisokhoz ötszénatomos cukor kapcsolódik, mégpedig a ribonukleinsavban ribóz, a dezoxiribonukleinsavban pedig dezoxiribóz. A nukleinsav bázisokkal kapcsolt cukrokat nukleozidoknak nevezik.

Bázisok	*Jelzés:*	*Nukleozidok:*
pirimidin:		
citozin	C	citidin
uracil	U	uridin
timin	T	timidin
purin:		
adenin	A	adenozin
guanin	G	guanozin
hipoxantin	H	inozin

A cukor-komponensek 5. szénatomjához észter-kötésben foszfát kapcsolódik, s a három komponensből álló komplexeket nukleotidoknak nevezik.

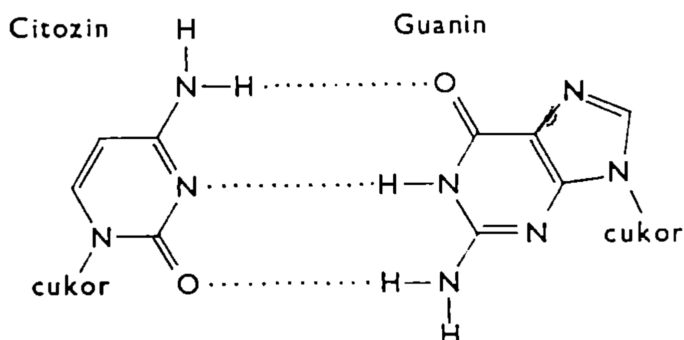
A nukleotidokat a foszfát gyök folyamatos lánccá kapcsolja össze a ribóz, illetőleg a dezoxiribóz 3. szénatomjánál. A nukleotid polimerekből álló nukleinsavak mérete és térbeli szerkezete is eltér egymástól. A dezoxiribonukleinsavak molekulasúlya rendkívül nagy, meghaladja a 100 milliót. Ezzel szemben a ribonukleinsav polimerek lényegesen kisebb molekulasúlyúak, és két típusukat lehet megkülönböztetni, – eltekintve a vírusoktól. A kisebb polimerizáltságú, ún. oldódó ribonukleinsav molekulasúlya 20–30 000, míg a

sejtplazma szerkezeti elemeihez kötött ribonukleinsavak (riboszomális ribonukleinsav) molekulasúlya 100 000. Ez utóbbiak a messzendzser-ribonukleinsav polimerek. A vírusokban a ribonukleinsav viszonylag nagy molekulasúlyú, pl. a dohánymozaik-vírus esetében 2 millió nagyságrendű.

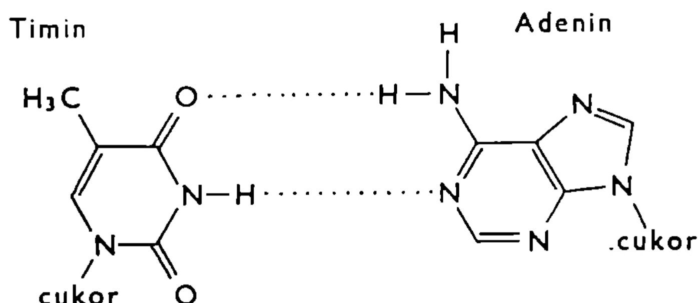
A DEZOXIRIBONUKLEINSAV MINT A GENETIKAI INFORMÁCIÓ TÁROLÓJA

Fontos hangsúlyozni, hogy az említett nukleinsav bázisokon kívül nagyon kis arányban más típusú purin, illetőleg pirimidin-bázis is előfordul, s a bázis-sorrend igen nagyszámú kombinációs lehetőséget rejt magában. A *Watson–Crick*-féle (1963) molekuláris modell azon alapszik, hogy a *dezoxiribonukleinsavban az adenin és a timin, illetőleg a guanin és a citozin* mindig azonos arányban (1:1) fordul elő (275—276. ábrák). *Wagner* és *Mitchell* (1964) eredményei szerint a dezoxiribonukleinsav kísérleti szintézisekor az adenin és a guanin összegének, valamint a timin és a citozin összegének hányadosa minden esetben egy. A szerzők a *Mycobacterium phlei*, az *Escherichia coli*, a borjú kedezmirigy és a *T 2* bakteriofág kiindulási anyagának, valamint a szintézis termékének a bázisarányát határozták meg. Ez az adat is bizonyítja *Watson* és *Crick* elméleti feltevésének általános érvényességét a komplementer (purin-pirimidin kapcsolatú) bázispárokra, ami az azonos térigényre vonatkozik. Ugyanakkor az adenin és a timin összegének, valamint a guanin és a citozin összegének hányadosa mind a négy vizsgált bioszintézis-modellben eltérőnek bizonyult: 0,49, 0,97, 1,25 és 1,92.

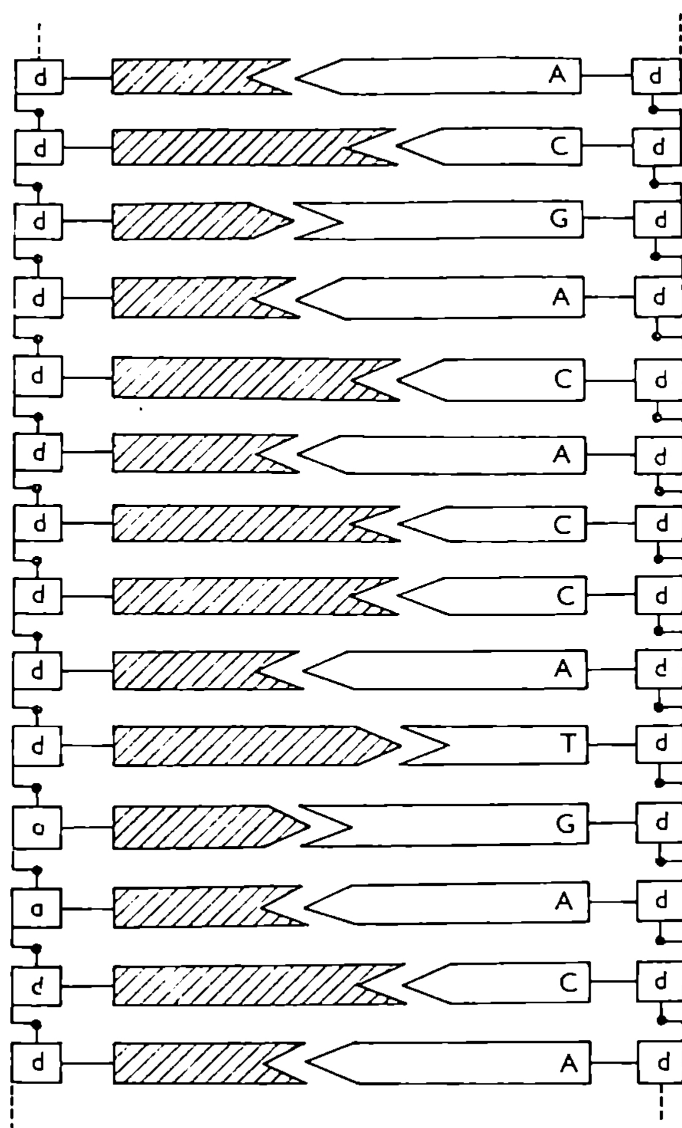
A komplementer bázispárok azonos arányának analitikai bizonyítása a molekuláris genetika egyik legfontosabb tétele. A fenti adat tette lehetővé azt a feltételezést, hogy a polimer-lánc bázis-sorrendje meghatározza a hozzá kapcsolódó másik lánc (templátfelszín) megfelelő bázis-sorrendjét, miután *a térbeli szerkezetből következik, hogy purin bázishoz mindig pirimidin bázisnak kell kapcsolódnia.* A kapcsolatot hidrogén hidakkal való kötés képviseli, s a feltételezést a kísérleti eredmények igazolták. A timin–adenin és a citozin–guanin kapcsolatot a mellékelt vázlat mutatja be. A nukleinsav bázisok között a hidrogén hidak biztosítanak kapcsolatot, ami egyben a dezoxiribonukleinsav-makromolekulák másodlagos szerkezetét is megszabja a kettős spirál formájában, mivel a molekula a térben szabályosan



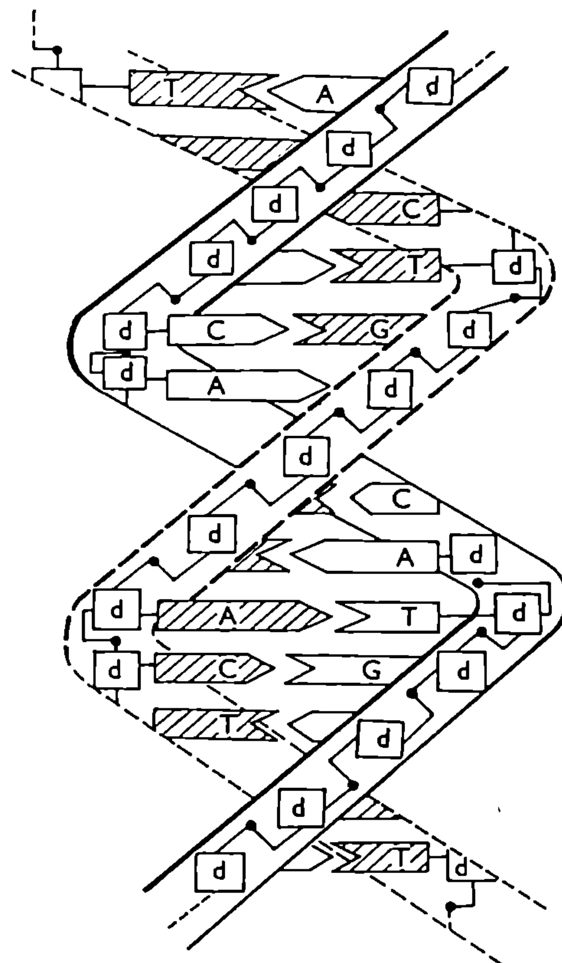
275. ábra. A citozin és a guanin bázispárok kapcsolódása komplementer kötéssel a dezoxiribonukleinsavban



276. ábra. A timin és az adenin bázispárok kapcsolódása komplementer kötéssel a dezoxiribonukleinsavban



277. ábra. A dezoxiribonukleinsav makromolekulában a foszfát és dezoxiribóz-láncok, valamint a hozzájuk kapcsolódó bázisok, komplementer párjaikkal (*Karlson* [1965] nyomán)



278. ábra. A dezoxiribonukleinsav – kettős csiga (helix), egy fordulatban 9 komplementer bázispárral (*Karlson* [1965] nyomán)

megcsavarodik. A kettős spirál (277. ábra) átmérője 20 Å, hossza 500 000 Å (= 50 mikron), bakteriofág-dezoxiribonukleinsavra vonatkoztatva. A dezoxiribonukleinsav molekuláris szerkezetének jellegét röntgen-diffrakciós vizsgálatokkal számos szerző tanulmányozta. *Neville* és *Davies* (1966) bizonyították, hogy a kettős csigákban kb. 9–10 bázispáronként ismétlődik a teljes fordulat, amit a 278. ábra mutat be.

Ugyancsak röntgen-diffrakcióval sikerült megállapítani, hogy a bázispárok (adenin és timin, illetőleg guanin és citozin) térbeli kiterjedése azonosan 2,9 Å. Ugyanakkor a teljes fordulat a kettős csigában 34 Å méretű. A mindig csak a sejtmagban (és a növényi kloroplasztokban) előforduló dezoxiribonukleinsav – *Crick* (1964), *Wagner* és *Michell* (1964), valamint *Watson* (1965) egybehangzó véleménye szerint – 1500–2000 nukleinsav bázison-

ként alkot egy-egy gént. A molekuláris genetika eredményei elsősorban baktériumok és bakteriofágok esetében bizonyította, hogy a *dezoxiribonukleinsav-makromolekulában levő bázis-sorrend mint stabil, önmagát lemásoló (autoreproduktív) szerkezet genetikai információt tárol.* A gén aktiválódást megelőzi a dezoxiribonukleinsavat (a kettős spirált) burkoló hiszton enzimes bomlása, majd a kettős spirál térbeli lecsavarodása. A gén aktiválódásának első lépésében a két egyes lánc mint szabad bázisfelszín (templát) kiegészül a megfelelő (komplementer) bázispárokkal, s eközben a dezoxiribonukleinsav bázis-sorrendje (szekvenciája) tükörképszerűen lemásolódik. Ilyen értelemben az eredeti bázis-sorrend változatlanul fennmarad. A molekuláris biológia kísérleti adatai szerint *a dezoxiribonukleinsav-makromolekulák bázis-sorrendje messzemenő pontossággal (korrekt módon) másolódik le (replikálódik), ami az önkiegészülés (autoreprodukció) biokémiai alapja.*

A DEZOXIRIBONUKLEINSAVTÓL FÜGGŐ ÉS FÜGGETLEN RIBONUKLEINSAV-SZINTÉZIS

Az alábbiakban a dezoxiribonukleinsav bázis-sorrendje által rögzített genetikai információ realizálódását kell röviden ismertetni, a ribonukleinsav-szintézisen keresztül a fehérjeszintézis irányítása nézőpontjából. A *dezoxiribonukleinsav* egyszerű lecsavarodott láncának *bázis-sorrendjét mint templát felszínt a ribonukleinsav-makromolekula is lemásolhatja. Ez a sejtmagban végbemenő ribonukleinsav-szintézis dezoxiribonukleinsavtól függ, és speciálisan gátolható aktinomicin D-vel.* Az aktinomicin *D*-t a többi aktinomicin *(A, B, C)* származéktól *Vining* és *Waksman* (1954) papírkromatográfiás módszerrel különítette el, és egyben kimutatta, hogy csak a 0,3 Rf értékű frakció rendelkezik jellegzetes biológiai aktivitással. *Reich, Franklin, Shatkin* és *Tatum* (1961) mutatta ki első ízben, hogy az aktinomicin *D* specifikusan gátolja a dezoxiribonukleinsavtól függő ribonukleinsav szintézisét. A lemásolt ribonukleinsav egyes lánc áthalad a sejtmag hártyáján, és így kilép a sejtmagból. A plazmában a monoriboszómákból összekapcsolódott poliriboszómák felszínén rögzítődik. A kb. 20–30 000 molekulasúlyú ribonukleinsav-fonalat sajátságos mozgása miatt messzendzser („pendliző") ribonukleinsavnak nevezik. A messzendzser ribonukleinsav lemásolva tartalmazza a dezoxiribonukleinsav bázis-sorrendjét mint genetikai információt. A ribonukleinsav-fonal mint egyes lánc felszínként (templátként) szolgálhat a dezoxiribonukleinsavtól független ribonukleinsav-szintézishez, ami nem gátolható aktinomicin *D*-vel. A növényi vírus ribonukleinsav képződésének is a dezoxiribonukleinsavtól független ribonukleinsav-szintézis a modellje. A *Crick* (1964) által ismertetett szintézismodell szerint a messzendzser ribonukleinsav kb. 40–60 monoriboszómából összekapcsolódott poliriboszóma felszínén helyezkedik el, s bázis-sorrendje alapul szolgál a transzferáló ribonukleinsavak által aktivált aminosavak szállítására.

Ochoa (1964) a genetikai információ elméleti alapjait összefoglaló munkájában megállapítja, hogy a nukleinsav bázis-sorrendje mint genetikai kód határozza meg a fehérje-szintézis során a polipeptid láncban az aminosavak sorrendjét. A messzendzser ribonukleinsav felszínéhez kapcsolódó transzfer ribonukleinsav-tripletek (hármas nukleotid komplexek) által aktivált aminosavak sorrendjét így végül is a megfelelő (komplementer) bázissorrend határozza meg. *Így a genetikai kód mint az aminosavak sorrendjét szabályozó triplet-rendszer – univerzális elterjedtségű az élő szervezetekben*, vagyis a fehérje-szintézis biokémiai mechanizmusa minden élőlényben azonos.

A GENETIKAI KÓD

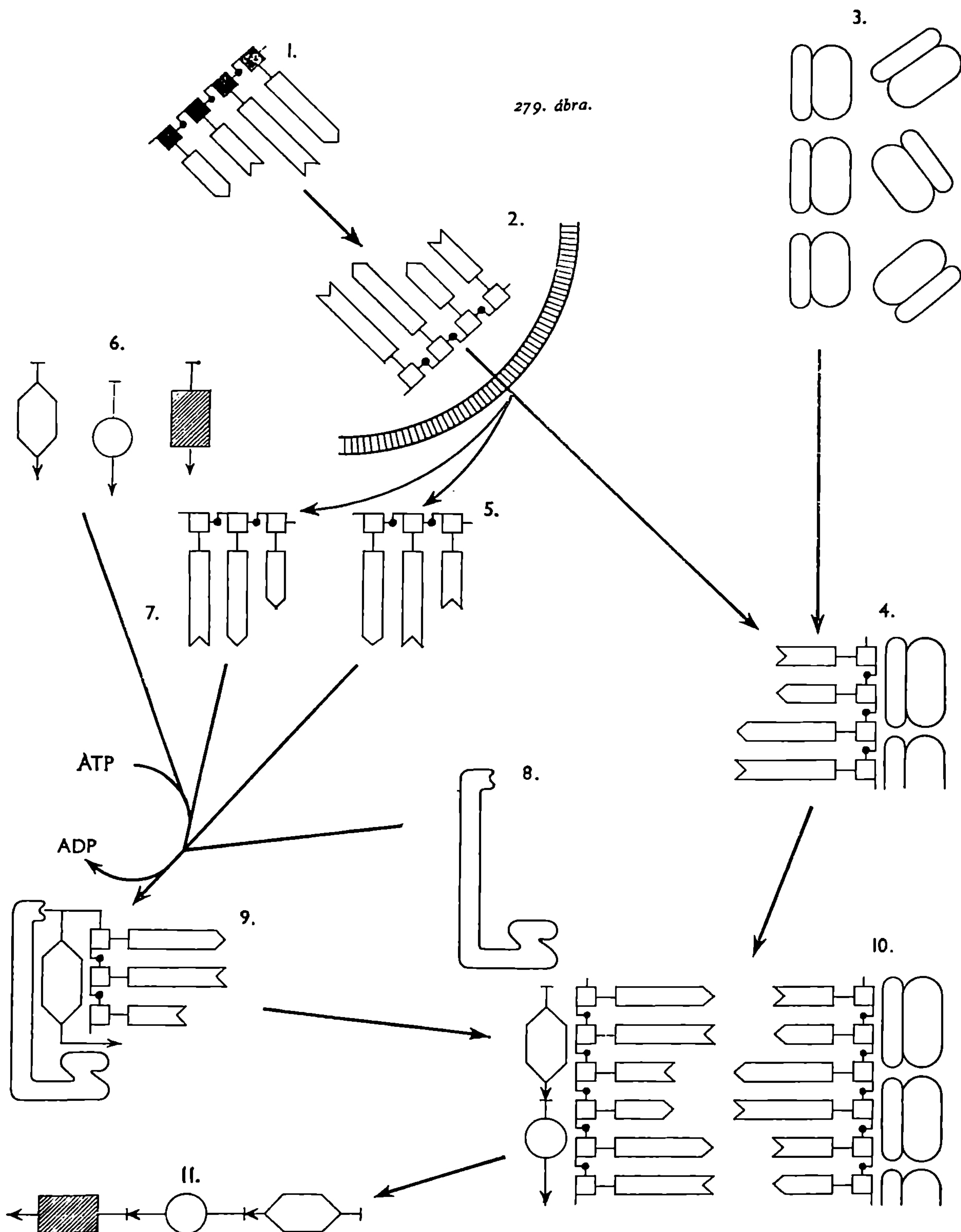
Ochoa (1964), *Crick* (1964) és *Watson* (1965) a kísérleti adatok alapján azt az általánosítást vonja le, hogy a messzendzser ribonukleinsav-makromolekulának a bázis-sorrendje a szabad dezoxiribonukleinsav felszíneken keletkezett és a későbbiekben ismertetett transzfer ribonukleinsav-tripletek által határozza meg a polipeptidekben az aminosav-sorrendet. Ez arra mutat, hogy a dezoxiribonukleinsav-makromolekula egy részletében (gén) tárolt genetikai információ nagy pontossággal meghatározza az aminosav-sorrendet a fehérjében, más szavakkal: *a gén és fehérjéje között szoros kolineáris összefüggés áll fenn.*

A szállító ribonukleinsav az adenozintrifoszfát bomlása által aktiválódott aminosavakat a poliriboszómák felszínén elhelyezkedő messzendzser ribonukleinsavhoz viszi. Még mindig vitatják, hogy a transzfer ribonukleinsav hány bázist tartalmaz. A fehérjéket felépítő aminosavak száma 20. A purin és pirimidin bázispárok komplementer kötése viszonylag nagy kémiai stabilitású. Két-két bázis kombinációja (16) azonban nem elégséges a 20 különböző aminosav transzferálásához. Emiatt feltételezték – és ebben csaknem minden szerző egyetért –, hogy három-három bázis alkotta triplet határozza meg az aminosavak szállítását a riboszómák felszínéhez. A kombinációk száma ily módon $4^3 = 64$. A tripletek nagyobb száma mintegy 48 meghatározott aminosavat kódol, azonban csupán négyről ismeretes a pontos bázis-sorrend és az általa transzferált aminosav: az *U-U-U* triplet a fenilalanint, az U-A-G triplet a tirozint, a G-U-U triplet a valint, a C-U-U triplet a leucint kódolja. A legújabb eredmények szerint 16 tripletről sikerült kimutatni, hogy „*nonsense*" – „nem létező" – triplet, azaz nem jelent aminosav kódolást. Még egy körülmény érdemel hangsúlyozást, hogy a tripletek kémiai stabilitása igen csekély, a térbeli konfiguráció miatt is, és ennek elméleti értékelése is nehézségekbe ütközik. Biokémiai tekintetben a hatos (hextet) és a nyolcas (oktet) komplexek sokkal nagyobb szerkezeti stabilitásúak, azonban a variációs lehetőségek száma (4^6, 4^8) messze meghaladja a 20 aminosavat (*Crick*, 1964). *Ochoa* (1964) kísérletileg bizonyította, hogy a szintetikus U-U-U triplet hatására monoton kódolással csak fenilalanint tartalmazó polipeptid keletkezik. Ez a nagy jelentőségű adat azt a feltételezést is megerősíti, hogy az aminosavak aktiválásában, illetőleg transzferálásában szereplő bázisok száma három.

A specifikus aminosavat aktiváló enzimben az uracilhoz kapcsolódik a hatócsoport, míg a citozinhoz az aktivált aminosav (szerin, lizin és metionin) (*Kiszeljev* és *Frolova* (1964) kísérleti eredményei szerint). Az aminosavak polipeptidekbe való beépülését gátló kloramfenikol, puromicin és sztreptomicin (*Moldave*, 1965) a transzferáló ribonukleinsav tripletekhez való kapcsolódást gátolja, nagy specificitással, miután a poliriboszóma-felszínekhez tapadnak.

A POLIPEPTIDLÁNC SZINTÉZISE

Az aktivált aminosavakat az aminoacil-ribonukleinsav-szintetáz enzim transzferálja a messzendzser ribonukleinsavhoz (amint azt *Elődi* és *Sajgó* (1963), *Pozsár* és *Sági* (1965), valamint *Szende* (1965) összefoglaló tanulmányában magyar nyelven ismerteti). A transzferáló triplet is szorosan kapcsolódik az aminoacil-ribonukleinsav-szintetázhoz. *A transzferálás nyomán a triplet a bázisok komplementer kapcsolódásával rögzítődik a messzendzser ribonukleinsav-lánchoz, majd a transzferált aminosavak egyesével épülnek be a polipeptidláncba.* A beépült aminosav közvetlenül ellökődik a riboszóma felszínéről (279. ábra).



279. ábra.

Ilyen értelemben az aminosavak egyesével kapcsolódnak a polipeptidlánchoz (*Baron* [1963], *Davies*, *Giovanelli* és *App Ris* [1964] szerint), és nem cipzárszerűen, ahogyan azt korábban általánosan elképzelték. A polipeptidláncban kialakult aminosav-sorrend mint elsődleges szerkezet – az oldalláncok kémiai kötésén keresztül – meghatározza a fehérje másodlagos és harmadlagos szerkezetét is.

A nukleinsav polimerekben ugyanúgy, mint a triplet ribonukleinsavban, számos esetben eltérő bázis (izo- és pszeudo-típus) fordul elő, viszonylag kis százalékban. A nukleinsav bázis származékok ugyanúgy komplementer kötéssel kapcsolódnak izoszterikus módon (azonos térbeli konfigurációval), mint a szabályos purin és pirimidin bázisok. *Crick* (1964) a genetikai információt szabályozó polipetid-szintézis néhány tételét az alábbiakban fogalmazta meg:

1. Az újólag felfedezett nukleinsav bázispár mint származék vagy analóg nem változtathatja meg a molekuláris genetika eddigi ismereteit.

2. A természetes nukleinsavakban előforduló minden egyes bázis standard bázispárt (purin-pirimidin) alkot, komplementer kapcsolódással. A kapcsolódás még a bázis-sorrend megváltozásán keresztül is megvalósul, ami a genetikai információt is megváltoztatja, pl. mutációk esetében. Ez utóbbi genetikai információs változásra példának tekinthető a növényi vírusok ribonukleinsav komponense, illetőleg az állatok és az ember kórokozó vírusainak dezoxiribonukleinsav komponense.

3. Minden biológiai lemásolás (*replikáció*) a dezoxiribonukleinsav bázisok komplementer kapcsolódására vezethető vissza, a kettős spirál szerkezet analógiája alapján.

A fehérjék szerkezetének meghatározását és az állandó kiegészülésen (*restitúción*) keresztül való szerkezeti fennmaradását biztosító genetikai információ minden élőlényre egyetemlegesen érvényes, s a nukleinsavak és fehérjék kovariáns replikálódását megvalósító biokémiai mechanizmus a genetikai információ adta állandóság mellett lehetőséget nyújt a mutációs típusú jellegváltozásra a genetikai kódok módosulásán keresztül, ami viszont az evolúció biológiai távlatait hozza kísérleti közelségbe.

A FEHÉRJE-SZINTÉZIS SZABÁLYOZÁSA

A dezoxiribonukleinsav tárolja a genetikai információt, ami a fehérje-szintézis szükséges feltétele, azonban a messzendzser ribonukleinsav felszínre (templátra) a genetikai információ csak induktív úton kerül. Ez arra mutat, hogy a genetikai információs készlet nincs állandóan használatban, hanem csak speciális esetekben kerül lemásolásra a ribonukleinsav-láncok segítségével, amelyek általában rövid biológiai életidejűek. A kísérletileg tapasztalt leghosszabb aktivitás-tartamú messzendzser ribonukleinsav sem haladja meg a kétnapos aktivitási tartamot. A kiváltott (induktív) szintézisek feltételeit a működő (*operátor*) és a szabályozó (*regulátor*) gének szerepével magyarázza *Jacob* és *Monod* (1961 a, b) világhírű elméletében. A hisztonok biokémiai jelentősége a gén aktiválás tekintetéé-

◀ *279. ábra.* A dezoxiribonukleinsavtól függő ribonukleinsav- és polipeptid-szintézis: 1. a dezoxiribonukleinsav szabad felszíne; 2. messzendzser RNS-szintézis a sejtmagban, és keresztülhaladása a sejtmaghártyán; 3. poliriboszómákká szerveződő monoriboszómák; 4. messzendzser RNS illeszkedése poliriboszóma felszínén; 5. RNS tripletek szintézise messzendzser RNS-ből a citoplazmában; 6. szabad aminosavak; 7. adenozintrifoszfát defoszforilálódásával kapcsolatos aminoacil aktiválás; 8. az enzim; 9. az aktivált enzim, kapcsolatban a triplettel és az aminosavval; 10. az aminosav-transzport és illeszkedés a messzendzser ribonukleinsav-lánchoz; 11. levált polipeptidlánc

ben *Stedman* és *Stedman* (1950), valamint *Huang* és *Bonner* (1962) kísérleti adatai alapján kerül ismertetésre.

Jacob és Monod elmélete. A fehérje- és az enzim-szintézist szabályozó genetikai információban mint bioszintézist irányító rendszerben *Jacob* és *Monod* (1961 a, b) három típusú gént különböztetnek meg: 1. a szerkezeti (strukturális, *S*) gént, 2. a működő (operátor, *O*) gént, és 3. a szabályozó (regulátor, *R*) gént. Az elmélet szerint a szerkezeti gén tartalmazza a genetikai információt és lemásolással juttatja a messzendzser ribonukleinsavra. Ez a lemásolás azonban csak akkor indul meg, hogyha az operátor gén azt kiváltja. Az operátor gén egyidejűleg több szerkezeti gén működésével áll kapcsolatban, és azokkal együtt egy működési egységet, az *operont* alkotja. Az operátor gén viszont a regulátor gén aktiválódásától függ, amelynek működését valamely speciális elnyomó rendszer (represszor) (pl. allosztérikus ribonukleinsav, fehérje stb.) teljesen megakadályozhatja. A represszor hatást a regulátor génnel alkotott ható-komplexek (effektor-komplexek) (pl. cukrok) még fokozhatják is. Az enzim indukció folyamatában a represszor hatását iktatja ki a sajátságos biokémiai befolyás, és ami után az operon aktiválódása váltja ki a messzendzser ribonukleinsav-lánc szintézisét a dezoxiribonukleinsav szabaddá vált felszínén. *A fentebb ismertetett elmélet szerint* – amelyért a szerzők munkásságát 1965-ben Nobel-díjjal jutalmazták – az új tulajdonság megjelenése mint mutációs változás, nem a szerkezeti gén módosulásának, hanem a működő, illetőleg a szabályozó gén változásának a következménye. Az elméletet a baktériumok enzimadaptációs változására dolgozták ki, s induktíve általánosították az élő szervezetekben a genetikai információ módosulásának a lemásolására.

McClintock (1956) a kukorica kromoszómájának leginkább mutálódó lokuszát tanulmányozva arra a következtetésre jutott, hogy a kromoszómákban két különböző genetikai egység tárolódik: a *gének*, valamint a génműködéseket szabályozó elemi tényezők, a *kontrollerek* (*controllers*). Ez utóbbiak ellenőrzik a génhatás aktivitását, tehát kiváltását és befolyásának intenzitását. *McClintock* elmélete átmenetet jelent a *Jacob*- és *Monod*-féle hipotézis és a hisztonok által szabályozott gén-repressziós felfogás (*Stedman* és *Stedman*, *Huang* és *Bonner*) között.

HISZTON-REPRESSZIÓ

A hisztonok – mint argininben és lizinben gazdag, bázisos fehérjék – teljesen hiányoznak a differenciálatlan baktériumsejtekből és a rosszindulatú daganatokból, ugyanakkor az élő szervezetekben dezoxiribonukleinsavval együtt fordulnak elő, ahhoz szerkezetileg kapcsolódva. *Stedman* és *Stedman* (1950) mutatta ki, hogy a *hisztonok szabályozzák a dezoxiribonukleinsavnak a nukleinsav- és fehérje-szintézist indukáló biológiai aktivitását. Huang* és *Bonner* (1962) kísérletileg bizonyította, hogy a borsó-embrióból elkülönített hiszton-ribonukleinsav-polimeráz gátlásán keresztül teljesen meggátolja a dezoxiribonukleinsav-tól függő ribonukleinsav-szintézist. Mások a dezoxiribonukleinsav makromolekulát burkoló hiszton komponenseket pepszines emésztéssel távolították el, aminek következtében a ribonukleinsav-szintézis intenzitása jelentékenyen fokozódott a radioaktív szénnel jelzett nukleinsav bázisok beépülése alapján. *Bonner, Heftmann* és *Zeevaart* (1963) a fehérjét szintetizáló riboszómákkal speciális típusú fehérje-szintézist váltottak ki izolált kromatin befolyására, amelyről a hiszton komponenst előzőleg kísérletileg leválasztották. *Bonner* és munkatársai a hisztonoknak a virágindukcióban játszott szerepét is kimutatták, amennyiben a *Chenopodium album* reproduktív hajtáscsúcsán a

hiszton: a dezoxiribonukleinsav arány jellegzetesen lecsökken a virágindukció során, s egyidejűleg felfokozódik a ribonukleinsav- és a fehérje-szintézis intenzitása.

A fentebb ismertetett kísérletek eredménye alapján igazoltnak tekinthető, hogy a *magasabbrendű növények fehérje-szintézisének szabályozása elvben nem különbözik a mikroorganizmusokban folyó szintézis mechanizmusától, azonban a szabályozás rendszere sokkal bonyolultabb.* Ez utóbbi represszióban a hisztonok mellett a növényi hormonok korrelatív befolyásának és kölcsönhatásának is jelentőséget kell tulajdonítani.

A GENETIKAI INFORMÁCIÓ MEGNYILVÁNULÁSA A FEHÉRJE-SZINTÉZISBEN, KAPCSOLATBAN AZ EGYEDFEJLŐDÉSSEL ÉS AZ EVOLÚCIÓVAL

A fehérje-szintézis szabályozásának legújabb kísérleti eredményei lényegesen megváltoztatják a szöveti és szervi differenciálódásról alkotott korábbi felfogásunkat. Teljesen korrigálni kell azt a régebbi hiedelmet, hogy a megtermékenyített petesejt (zigóta) totipotens, és hogy a szöveti differenciálódás nyomán fokozatosan visszaszorulnak (represszálódnak) annak eredeti fiziológiai és biokémiai jellegei. A molekuláris genetika modern szemléletében azt kell mondani, hogy *a megtermékenyített petesejt az összes szerveződési és bioszintézis-lehetőséget csaknem represszált állapotban tartalmazza, és az egyes sajátságok megjelenése a bioszintézisek induktív hatása következményének tekinthető, s a differenciálódás előrehaladásával a derepresszió (a visszaszorító elnyomás) folyamatosan fokozódik.*

A genetikai információ átvitelének biokémiai mechanizmusát az egyedi fejlődésre és az evolúcióra vonatkoztatva – *Crick* (1964) és *Watson* (1965) felfogása alapján – az alábbiakban foglalhatjuk össze.

1. A génszerkezet, a génreplikáció és a génhatás az élő természet alapjait egyetemlegesen meghatározza. A dezoxiribonukleinsav kovariáns megkettőződés révén adja át a sejtosztódáskor a szervezet teljes genetikai információs készletét. A genetikai információ átadása az élő sejtben egyirányú és megfordíthatatlan: a dezoxiribonukleinsavtól a messzendzser ribonukleinsav, illetőleg a fehérje-szintézis felé. Az ellentétes irányú folyamatot teljesen kizártnak kell tekinteni. (A mediátor rendszer, a szupresszorok hatása, a represszió genetikai és biokémiai jellege, a fehérje-szintézis indukciójának mechanizmusa a genetikai információ alapjairól indul ki, és biokémiai úton (replikáció) fejti ki szabályozó szerepét.)

2. Az élő természetben az egyszerű közvetlenül kombinálódik az összetettel, ami általános érvényű biológiai vonás. A dezoxiribonukleinsav által rögzített genetikai információ a makromolekulákban történt bázis-kiesés, átfedés, kémiai módosulás, lánctörés, rekombinálódás, egyes részletek átfedése, illetőleg elvesztése stb. útján tartós genotípusos megváltozáshoz vezethet. A dezoxiribonukleinsav bázis-sorrendjében történt változások tekinthetők a mutációk biokémiai okainak, ami tágabb értelemben az evolúció problematikájára is kiterjeszthető. A genetikai információ biokémiai átvitelének modellje minden élő szervezetben azonos elvként valósul meg, függetlenül az ivaros vagy ivartalan szaporodási módtól, illetőleg a szervezet törzsfejlődéstani vagy egyedfejlődési differenciáltsági fokától. Az evolúcióban és a különböző differenciáltságú fokozatok stabilizálódásában fontos szerepet kell tulajdonítani a hisztonok által megvalósított biokémiai repressziónak, ami a génhatások tárolásával a változások érvényesültségét szigorú pontossággal (korrekten) biztosítja.

3. A genetikai információ közvetlenül egydimenziós szerkezeteket alakít ki, amely egy-

idejűleg hordozza a másodlagos és a harmadlagos szerkezet lehetőségét, a meghatározott térbeli konfiguráció kialakításával.

4. A genetikai információ átvitelének eszközei polimer makromolekuláris szerkezetek, amelyek meghatározott másodlagos és harmadlagos szerkezettel rendelkeznek, de ezek minden esetben az elsődleges szerkezet közvetlen következményei.

5. A nukleinsavak bázispárja közvetlenül biztosítja a genetikai anyag szigorúan pontos (korrekt) és változatlan replikálódását.

6. A fehérjék komplexitása különböző működési mechanizmusokkal ruházza fel a makromolekulákat, – enzimes működést és sajátságos térbeli szerkezetet kölcsönözve nekik. Az önszabályozó és az eredeti szerkezetet fenntartó jelleg és a messzemenő összetettségből (komplexitásból) eredő változatosság (variabilitás) teszi lehetővé a természetes kiválasztódás nagy perspektíváját.

7. A fehérje-makromolekula másodlagos és harmadlagos szerkezetét a szintézis során kialakuló aminosav-sorrend határozza meg. A harmadlagos és negyedleges szerkezet pedig egyidejűleg a térbeli konfigurációt is meghatározza.

8. A nukleinsavak bázis-sorrendjét a komplementer bázispárok határozzák meg, amelyek egyben szabályozzák az aminosav-sorrendet is, ami biokémiai és bioenergetikai mechanizmuson keresztül szigorú meghatározottsággal érvényesül.

9. A makromolekuláris szerkezetet molekuláris biológiai és biokolloidikai tényezők szükségszerűen meghatározzák.

ANYAGSZÁLLÍTÁS A HAJTÁSOS NÖVÉNYEKBEN

A HAJTÁSBA TÖRTÉNŐ VÍZ- ÉS IONSZÁLLÍTÁS

A KÖNNYEZÉS JELENSÉGE

A nedvkiválasztás jelensége nagyon elterjedt a növényvilágban. A lágyszárú növények többsége könnyezik, ha a növényt a gyökérnyak fölött átvágjuk. Évszázadok óta ismert jelenség a szőlő nedvkiválasztása a metszés után. Bizonyos fák cukortartalmú nedvet választanak ki a sebzés helyén. A cukorpálma virágkocsánya – mechanikus ingerek hatására – ugyancsak cukortartalmú nedvet választ ki. A növény különböző részein, a vágásfelületeken kifolyó könnyezési nedv tehát egészen különböző eredetű lehet. Annak ellenére, hogy már a múlt század hetvenes éveiben elkülönítették a szárban a helyi nyomás hatására létrejövő nedvkiválasztást és a gyökérnyomás következtében kialakuló könnyezést, mégis a kutatásokra általában hosszú ideig jellemző volt, hogy a szerzők nem húztak éles határvonalat a nedvkiválasztást előidéző okok között. Sőt talán még ma sincs eldöntve egészen határozottan, hogy az exudátum a xilémből vagy a floemből származik-e, vagy a kettőnek valamiféle keveréke. A különböző jellegű folyamatok közötti elkülönítés hiányában a jelenségek mechanizmusának a magyarázata hosszú ideig zavaros maradt, valószínűleg azért, mert sokan általános érvényű értelmezést kerestek.

A továbbiakban a gyökérkönnyezés mechanizmusának a magyarázatára szorítkozunk. Kérdéses, hogy mi okozza a hajtás levágása után a bőséges nedvkiválasztást, amelynek alacsony koncentrációja ellenére a kiáramló folyadék nyomása felülmúlhatja az 1 atm-t. Általános az a feltevés, hogy az így kiválasztott nedv a xilémből származik, tehát a tracheákból vagy a tracheidákból. Ha szállítóelemek élettelen voltára gondolunk, akkor tulajdonképpen logikusnak találhatjuk azokat a próbálkozásokat, amelyek valamilyen módon az élő sejtek tevékenységének tekintik a könnyezési nedv kipréselését. Felvetődik a sejtek polaritásának a szükségessége is. Az egy irányú vízkiválasztás magyarázatára megkísérelték ennek lehetőségét igazolni. Feltételezték, hogy: a gyökér-parenchima élő sejtjeinek plazmamembránjain a permeabilitás eltérő a közeg és a szállítóedények irányában; az ozmotikus koncentráció eltérő a sejt két oldalán; az edényeket körülvevő sejtekben a legmagasabb az ozmotikusan aktív anyagoknak a koncentrációja, amelyek ennek következtében vízszívásra képesek; az endodermiszen belüli parenchimában nincsenek nagy intercellulárisok, tágulásra tehát nem képesek, így a felvett víz az edényekbe préselődik. Még ha a sejtek poláris vízáteresztő képességét el is tudjuk képzelni, ez a differencia aligha lehetne olyan nagy, hogy a vízáramlás polaritását fenn tudja tartani aktív vízkiválasztás nélkül.

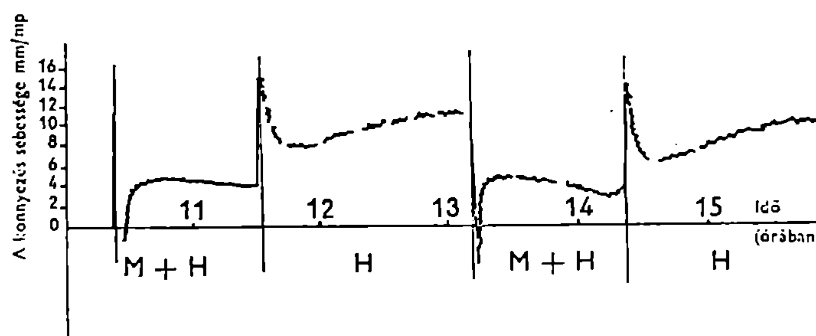
A másik elmélet elkerüli az ozmotikus grádiens, permeabilitási grádiens nehézségeit. Feltételezik, hogy az edények ozmotikus értéke és a közeg ozmotikus értéke közötti különbség hozza létre a vízáramot. Ezt az ún. *ozmométer-elméletet Szabinyin* (1925) fejtette ki részletesen. A gyökéren áthaladó nedváram erejét a könnyezés sebességével (v) fejezi ki. Minthogy a mozgató erő a belső (O_x) és külső oldat (O_k) ozmotikus különbsége –

a könnyezést meg lehet szüntetni, ha a külső oldat koncentrációja eléri a könnyezési nedv ozmotikus értékét. Képletben kifejezve: $v = k(O_x - O_k)$ · (v = a könnyezés sebessége, O_x = xilém-nedv ozmotikus értéke, O_k = közeg ozmotikus értéke, k = gyökér vízvezető képessége). *Szabinyin* az ozmotikusan aktív anyagoknak a xilémbe való bejutását kétféleképpen magyarázta. Annak a megfigyelésnek az alapján, hogy koncentráltabb oldatban gyorsan nő az O_x értéke, vagyis a xilémben levő nedv koncentrációja, feltételezte, hogy a közegből anyagok jutnak be rövid idő alatt a sejtekbe, ill. a xilémbe. Feltételezte továbbá, hogy a gyökér sejtjei anyagcsere-jelleg szempontjából polarizáltak. Vagyis a plazma egyik részében anyagok szintetizálódnak, míg a másik oldalon ezek átalakulnak, ion- és vízmegkötő képességük csökken. Ezek az anyagok jutnának be a xilémbe is.

A könnyezés ozmotikus elméletének legtámadhatóbb pontja az volt, hogy a kiválasztott nedv ozmotikus koncentrációját néha alacsonyabb értékűnek mérték, mint a külső oldat koncentrációját. A modern kutatások elsősorban a vizsgálati módszert tökéletesítették, amennyiben a mérések idejét lerövidítették, és ozmotikumnak olyan anyagot használtak, amely nem befolyásolja a gyökér anyagcseréjét, s nem juthat be a kísérlet ideje alatt – sem aktívan, sem pedig diffúzióval – a xilém-edényekbe.

Arisz és munkatársai (1951), akik a könnyezés jelenségének mechanizmusát felderítették, abból a feltételezésből indultak ki, hogy a könnyezés két folyamatból tevődik össze: 1. a *sóknak* az edényekbe történő *aktív transzportjából* (ez a folyamat függ az anyagcserétől és érzékeny a gátló anyagokra); 2. a *víztranszportból*, amelyet a xilémben levő nedv a külső közegnél ozmotikusan magasabb koncentrációja mozgat. A 280. ábrán egy olyan kísérletnek a menetét látjuk, ahol a *Hoagland*-oldatot és mannitolt tartalmazó közegről csak a *Hoagland*-oldatra helyezték a növényeket, majd az oldatok cseréjét többször megismételték. Az exudáció csökkenése a koncentráltabb oldatban mindig egy percen belül játszódott le. Bizonyos időtartam alatt tehát a gyökér egy mesterséges rendszer szabályosságával működik. A koncentráltabb oldat hatására kiválasztott nedv mennyisége hirtelen csökken, közben az ionok aktív transzportja és a lassúbb vízkiválasztás miatt a xilémnedv koncentráltabbá válik. A külső és a belső oldat között már kisebb a koncentrációkülönbség, a könnyezés sebessége újra emelkedik, míg eléri az új egyensúlyt. Hígabb külső oldatban viszont a hirtelen meggyorsult víztranszport felhígítja a xilém-nedvet, majd a kiválasztás fokozatosan csökkenve egy új egyensúlyt ér el. Mindaddig, amíg az egymás után következő sebességcsökkenések és -emelkedések, valamint az ezek után kialakult egyensúlyi értékek azonosak, – a gyökér vízvezető képessége sem változik. Ez az állapot azonban csak rövid ideig tart. A koncentráltabb külső oldat bizonyos idő múlva csökkenti a gyökér vízvezető képességét. Ennek okát ez ideig még nem sikerült megmagyarázni.

A vizsgálat legérdekesebb kérdése a könnyezés ún. kompenzációs pontjának a megha-



280. ábra. A könnyezés sebessége Hoagland- (H) és Hoagland- + mannitol (H + M) oldaton

tározása volt. Abban a pillanatban, amikor a külső oldat és a xilém-nedv koncentrációja azonos, egyik irányban sem történik víztranszport. *Arisz* és munkatársai azonban kísérleti bizonyítékaik alapján megállapították a könnyezés mechanizmusának a megértése szempontjából azt a lényeges tényt, hogy az edényekben a gyökér élő sejtjeiből történő sókiválasztás folyamatos. Ennek eredményeképpen a xilém-nedv koncentrációja emelkedik, és az exudáció folytatódik. Ezért kell tehát a könnyezés meggátlásához a xilém-edények ozmotikus koncentrációjához viszonyítva magasabb külső ozmotikus érték. Aktív vízszekréció feltételezésére tehát nincs szükség.

A könnyezést azonban nemcsak a közeg ozmotikus koncentrációja, hanem iontartalma is befolyásolja. A *Hoagland*-oldattal azonos ozmotikus koncentrációjú mannitoloIdatban a gyökér által kiválasztott anyag mennyisége és a könnyezés sebessége is csökken. Az edényekbe történő sókiválasztás jelentősen csökken, ha a gyökér a külső oldatból nem tud sókat felvenni. Ugyanez a jelenség figyelhető meg akkor is, ha vannak ugyan sók az oldatban, de koncentrációjuk csökken. A közeg ozmotikus értékének és a só koncentrációjának a változása eltérő módon változtatja meg a nedvkiválasztás sebességét. Amikor a közegnek csak az ozmotikus értéke növekszik – a víztranszport csökken, de a folyamatos sószekreció következtében a nedv ozmotikus értéke emelkedik. Ennek eredményeként a könnyezés sebességének gyors csökkenését fokozatosan emelkedő kiválasztás követi. Ha viszont a közeg sókoncentrációja csökken, de ozmotikus értéke állandóan marad, a pillanatszerű sebességcsökkenés nem figyelhető meg, hanem kezdetben gyorsabb, majd lassúbb, fokozatos csökkenés jön létre.

Mivel ionokat nem tartalmazó oldatban még hosszú ideig megfigyelhető a könnyezés jelensége és az exudátumban a gyökér sókiválasztása, így az edényekbe történő sószekréciónak folyamatosnak kell lennie. Ez a sómennyiség már csak a szövetekből származhat. A sókiválasztást tehát két komponensre lehet választani: a felvételi szekrécióra, amikor a könnyezési nedvben levő ionok bizonyos része a külső oldatból származik, és a szövetszekrécióra, amikor a kiválasztott ionoknak a közegből nincs utánpótlásuk. A kísérleti eredmények azt is igazolják, hogy a felvett ionok közvetlenül az edényekbe kerülhetnek. Vannak ionok, amelyek serkentik a könnyezési nedv kiválasztását. Leghatásosabb a nitrát-ion, de kisebb mértékben serkent a klorid-ion is. A kationok hatástalanok voltak. A foszfát főként a szövetszekrécióval választódik ki.

A VÍZFELVÉTEL ÉS AZ IONSZÁLLÍTÁS

Az elmondottakból látjuk, hogy a levágott gyökér esetén az ionfelvételben kell lennie egy aktív ionfelvételi lépcsőnek, esetleg a xilémbe történő aktív szekréciónak is, ami végeredményben egy poláris iontranszportot eredményez. Kérdéses, hogy intakt (ép) növényben – természetes körülmények között és erős transpiráció esetén – a gyökéren keresztül hogyan jutnak az ionok a szállítópályákba, majd ezek segítségével a hajtásba? A transpiráló növény ionfelvétele, vagy a vízmozgásnak az ionfelvételre gyakorolt hatása a kérdés kutatásának a kezdete óta vita tárgya. Az ellentétes állításokat – nagyon leegyszerűsítve – így fogalmazhatnánk meg: 1. a növény az ionokat a vízzel együtt veszi fel, tehát a felvett mennyiség arányban áll a szállított víz mennyiségével; 2. a transpiráció és az anyagfelvétel között nincs összefüggés. Hol az egyik, hol a másik magyarázat talál több követőre. Ennek oka valószínűleg a helytelen általánosítás. Az egyszerűbb rendszerekben kapott eredmények nem mindig érvényesek maradéktalanul egy komplex rendszerben is.

Kezdetben a sejtek ionfelvételének alapjául a diffúziót tekintették. Ez nem volt ellent-

mondásban azzal az elképzeléssel, hogy az ionok vízzel együtt jutnak a növénybe. Később az anyagfelvétel aktív része került előtérbe, s a könnyezéssel foglalkozó kutatások éppen az ionok felhalmozódását és a poláris – egy irányú – transzportot bizonyították. A szabad hely felfedezése (1952), vagyis az, hogy az ionok bizonyos hányada feltehetően a gyökér egész kéregrészébe, a diffúzió számára elérhető helyekre szabadon bejut, ismételten kedvezett annak a feltételezésnek, hogy a transpirációs vízáram közvetlenül hat az ionok felvételére. Elképzelhető volt az is, hogy a gyökérben és a hajtásban a szabad helyek közvetlenül összeköttetésben vannak egymással. Ez az elképzelés több mint tíz éves, jelenleg azonban cáfolják. Mi lehet az oka annak, hogy neves kutatók egyazon időben teljesen ellentétes eredményeket kapnak a víztranszport és az ionfelvétel összefüggéséről? Megkísérlem néhány példával illusztrálni ennek okait.

A kutatók arra a kérdésre, hogy a transpiráció befolyásolja-e az ionfelvételt, többnyire igennel válaszolnak. A vitát részben az váltja ki, hogy egyesek szerint ez a hatás közvetett, mások szerint közvetlen. De találunk egész szélsőséges nézeteket is, amelyek szerint az ionok a víz tömegáramlásával jutnak a hajtásba, illetve, hogy az ionfelvétel és a transpiráció között nincs összefüggés.

Van Honert és munkatársai (1955) kukoricán nitrát-, foszfát-, kálium- és ammóniumionokkal végzett kísérleteinek az eredményeiből csak azt a következtetést lehet levonni, hogy a transpiráció nincs hatással a vizsgált ionok felvételére.

Hylmö (1953) álláspontja képviseli a másik végletet, aki jellegzetesen pozitív korrelációt talált a borsógyökéren keresztül történő víztranszport és a kalcium-, illetve klorid-ionok felvétele között. *Hylmö* a növény vízleadásának és ionfelvételének az arányából kiszámította a hajtásba áramló oldat koncentrációját. A transpirációs áram koncentrációjának a kiszámításához el kell különíteni a szabad diffúziót, az I. fázist; az akkumulációt vagy aktív felvételt, a II. fázist, és a III. fázist, amelyben az ionfelvétel közvetlenül összefügg a víztranszporttal. *Hylmö* a fázisokra bontást különböző hőmérsékleten végzett kísérletek felvételi értékeiből számította ki. Ő maga is elismeri, hogy ez nem a legalkalmasabb módszer az említett sok tényezőtől függő folyamatoknak a szétválasztására. A későbbi kísérletek során széles koncentráció-területen (0,05, 0,5, 5,0 mM) vizsgálták a szulfát-ion felvételét különböző intenzitással transpiráló növények esetében. Ha a transpirációs árammal passzívan áramolnak át a gyökéren az ionok, akkor a szulfát-koncentrációk között a várható hányados értéke közel 10. Ezt az értéket azonban csak a két magasabb koncentráció között kapták meg. Alacsonyabb koncentrációknál tehát az anyagcsere-folyamatok során felvett ionok mennyiségének felül kell múlnia a passzívan bejutott ionok mennyiségét.

Brouwer (1953) a mikropotométeres technika segítségével (lásd 324. old.) nemcsak az egész gyökérnek, hanem a gyökérszegmenteknek is tudta mérni az ion- és vízfelvételét különböző transpirációs intenzitás, illetve a xilém-edényekben kialakuló szívási tenzió mellett. Ez a megoldás lehetővé tette, hogy a vízfelvételt meggátolhassa ozmotikummal; légzésgátlókkal pedig az ionfelvételt tudta erősen befolyásolni. Az eredmények azt mutatták, hogy a két folyamat szétválasztható. Amikor a vízfelvétel minimálisra csökkent, a kloridfelvétel változatlan maradt: viszont a DNP (dinitrofenol) 10^{-5} mol koncentrációban is meggátolta a klorid felvételét, míg a vízfelvételt nem befolyásolta. A kapott eredményekből logikus az a következtetés, hogy a klorid felvétele aktív folyamat; a kísérleti eredmények nem igazolják a passzív transzport létezését a gyökérben. Bizonyos körülmények között a víztranszport és az ionfelvétel közötti határozott összefüggés, ugyanakkor a két folyamat szétválaszthatósága, tehát a két látszólag ellentmondó tény feloldására *Brouwer* arra a kísérleti megfigyelésre hivatkozik, hogy a transpiráció, tehát a xilém-elemek szívási tenziójának a növekedésekor nemcsak a gyökér vízvezető képessége, hanem az ionvezető képessége is növekszik. A gyökérszövetek vezetőképességének a növekedését *Brouwer* a protoplazma ellenállásának a csökkenésében keresi, amit a nagyobb szívás

következtében létrejövő turgeszcencia csökkenése hozna létre. Ez növelné a protoplazma hidratáltságát, amely vezetőképesség-növekedéshez vezetne.

A sokszor homályos és ellentmondó nézeteket az alapvető folyamatokról szerzett jelenlegi hiányos tudásunk indokolja. Az eddig felsorolt példákon látjuk, hogy a szerzők a legkülönbözőbb ionokat és a legkülönbözőbb növényeket használták fel a vizsgálatokhoz. Már az előző fejezetben tárgyaltuk, hogy az ionok minőségétől, de ugyanazon ionnak a koncentrációjától függően is a felvételükben különböző rendszerek szerepelhetnek. Azt sem tudjuk, hogy a gyökér ionkészlete hogyan oszlik meg az aktívan felvett és a passzívan bejutott ionok között, illetve egy ion számára barrierként (akadályként) szereplő határfelület egy ellentétes irányú transzportot mennyire és hogyan tesz lehetővé. Hogyan hat erre a folyamatra a transpiráció? A vízáramlásnak teljesen másként kell befolyásolnia az anyagcserébe gyorsan belépő ionokat (pl. foszfát, nitrát), a vakuólumba felhalmozódó ionokat (pl. kálium), és azokat az ionokat (főként több értékű kationok), amelyeknek a felvétele nagyobbrészt az ioncserélő helyeken történő abszorpció. Ehhez járul még az is, hogy nagyon keveset tudunk a parenchimatikus sejtek vakuóláiban akkumulált, esetleg „raktározott" vagy csak ozmotikumként ható ionok további sorsáról és szerepéről. Kijuthatnak-e a transpirációs vízáramba, és milyen körülmények között? Az aktív iontranszport és a tömegáramlás egyidejű létezése a gyökérben súlyos elméleti probléma.

Az utóbbi időben összegyűlt kísérleti adatok inkább azt bizonyítják, hogy van egy barrier a gyökérben, ami meggátolja, hogy a transpirációs árammal passzívan jussanak át az ionok a gyökéren. Vannak, akik nemcsak a felvételt, hanem a transzportot vagy közelebbről a xilémbe történő szekréciót is aktívnak tartják. Az aktív transzportról szóló nézeteket és a transpirációnak az ionfelvételt serkentő hatását még a barrier feltételezése mellett is össze lehet egyeztetni. *Hoagland* és *Broyer* klasszikussá vált kísérleteik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy az ionok transzportja a gyökéren keresztül aktív folyamat, és független a vízáramlástól, de a xilém-elemekbe való bejutásuk után az elszállításuk nagymértékben függ a víztranszport sebességétől. Az ionok felhalmozódása a xilémben a további felvétel korlátozójává válhat.

Smith (1961) – érdekes technikai megoldást alkalmazva – közvetlenül bizonyítani tudta ennek az elképzelésnek a helyességét. Kukoricagyökerek csúcsi és alapi zónáinak xilémelemein keresztül folyadékot áramoltatott, amelynek a sebességét mérni tudta. Ugyanakkor a gyökeret körülvevő oldat P^{32}-vel jelölt *foszfátja* is kissé magasabb ozmotikus értékű volt. Ez a megoldás lehetővé tette, hogy megvizsgálja a xilémben történő áramlás hatását anélkül, hogy a parenchimán keresztül víz áramlana. Ezt a külső oldat magasabb ozmotikus értéke megakadályozta. A vízáramlás sebességének a növekedése a xilémen keresztül valóban meggyorsította a foszfáttranszportot a gyökéren, különösen a csúcsi zónán át. Az alapi zóna transzportáló-képessége kisebb volt, de akkumuláló-képessége 200%-kal is felülmúlta a csúcsi zóna foszfátmegtartó képességét. Nátriumazid hatására a felhalmozódás erősen csökkent, a transzport azonban növekedett.

A *kálium*ra és *nátrium*ra vonatkozó vizsgálatok azt kívánják bizonyítani, hogy a felvétel és a szállítás külön-külön aktív folyamatok. A kálium egy specifikus felvételi mechanizmussal szállítódna közvetlenül a xilémbe. Egy másik, nem specifikus mechanizmussal viszont a kálium és nátrium a gyökérsejtekbe vevődik fel, ahonnan a kálium a transzportáló rendszer segítségével a hajtásba jut. A nátrium csak elhanyagolható mennyiségben jut a kukorica hajtásába.

Összehasonlították különböző növények *nátrium*-transzportját: a babé, borsóé 10%-os, a gyapoté 40%-os volt. Valóban feltűnő a növények eltérő viselkedése a nátriummal szemben. A xilémbe történő nátriumtranszporthoz szükséges a nátriumnak a külső közegben való jelenléte. A nátrium koncentrációja ezért a xilémben követi a közeg nátriumkoncentrációjának a változását. Az új koncentrációban az egyensúly elérése előtt meg-

figyelt rövid idő (lag periódus) arra mutat, hogy a gyökér képes visszatartani a nátriumot, azonban ennek a kapacitása kicsi. Azokban a gyökerekben, ahol valami miatt a nátriumtranszport gátlást szenved, nagy mennyiségű nátrium tud felhalmozódni. Anyagcseregátló anyagok jelenlétében azonban a nátrium „kiszabadul", és szállítódhat a transpirációs árammal. De még ez sem egyforma mértékű a különböző növényekben.

A DNP jelenléte a *kalcium* szállítását is elősegítette. Ugyanakkor a dinitrofenol maga csak élő gyökérből szállítódott a hajtásba. A DNP hatását azzal lehetne magyarázni, hogy az aktív lépést meggátolva szabad utat nyit, és az ionok ezután már a transpirációs árammal mozognak.

Tanulmányozták az anyagcserébe könnyen beépülő ionnak, a *foszfát*nak a felvételét, transzportját, és a felvételt követő anyagcseréjét is. A felvett foszfát nagyobb része hexózmonofoszfát formában halmozódott a gyökérben. Glukóz jelenléte a külső közegben – nagymértékben serkentette a foszfát felvételét, ugyanakkor a foszfáttranszport csökkent. Különböző légzésgátlók eltérően hatottak a felvétel és a transzport folyamatára. Az anaerob (oxigén nélküli) légzést gátló NaF (nátriumfluorid) és monojódecetsav a foszfor szállítását gátolta. A P^{32}-szállítás összefügg a savoldékony foszforfrakció gyökérben való csökkenésével. A kísérleti anyag bizonyítja, hogy az akkumulált vagy az anyagcserébe belépő ionok kölcsönhatásban vannak a szállított ionokkal. Ezért nemcsak a xilém-elemek ionokkal való telítettsége, hanem a vakuólum és esetleg a plazma iontartalma is befolyásolhatja ugyanannak az ionnak – vagy esetleg más ionoknak is – a szállítását. *Hodges* és *Vaadia* indított meg a legutóbbi években egy kísérletsorozatot ennek a kérdésnek a tisztázására. Megállapították *klorid*-ionra és hagymagyökerekre vonatkozóan, hogy ha a gyökérszövetek csak részben vannak telítve a vizsgált ionnal a felvételi periódus előtt, akkor csak kevés már felhalmozott ion szabadul fel, és jut be a xilémbe. Ha azonban a szövet közel van a telítettséghez, akkor a kiszabaduló ionok mennyisége növekszik. Tehát versengés (kompetíció) figyelhető meg a klorid raktározott és később felvett ionjai között. Az előzetesen nem akkumulált ionok mennyisége a xilémben függ a felvétel sebességétől és a felhalmozott ionok felszabaduló mennyiségétől is.

Saját kísérleteinkben megfigyeltük, hogy a bromid-anion és különböző kationoknak (K, Cs, Sr, Ca) a hajtásba történő transzportja az alig transpiráló növényben erősen gátolva van, ha a növény nitrogén- vagy foszforhiányos, illetve a kalciumszulfát ($CaSO_4$)-oldaton történt nevelés következtében alacsony sótartalmú. A hajtásba történő transzportot tehát a tápanyaggal való ellátottság is befolyásolja.

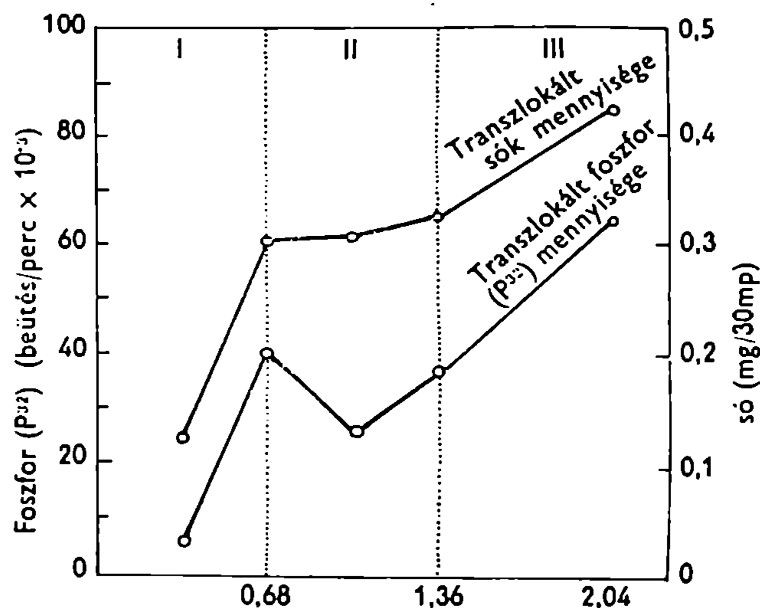
A növény vízfelvételét tárgyaló fejezetben ismertettük (l. I. köt. 324. old. 252. ábra) azt a készüléket, amelyben a gyökérre gyakorolt nyomás segítségével a transpirációs vízárammal egyenértékű vízáramot lehet létrehozni. A kísérlet közben – nyomásváltoztatás mellett – meg lehet változtatni a gyökeret körülvevő oldat ozmotikus értékét. Meghatározható a külső oldat analízise alapján a felvett ionok mennyisége, a gyökérnyakon kiválasztott nedv összetétele alapján pedig a transzportált anyagmennyiség.

Két kutató csoport is felhasználta ezt a megoldást a víz- és iontranszport egyidejű vizsgálatára. A különbség az volt, hogy az egyik kísérletsorozatban változó nyomás mellett vizsgálták meg a só- és víztranszportot, a másikban pedig a nyomás változtatása mellett olyan méréseket is végeztek, ahol a közeg ozmotikus nyomását emelték úgy, hogy az kiegyenlítse a mechanikus nyomás atmoszférában kifejezett értékét.

A víztranszport az emelkedő nyomás mellett csak 1,36 atm felett növekedett a nyomással egyenes arányban (281. ábra). A P^{32} és az össz-sótranszport – emelkedő nyomás mellett – három szakaszra bontható: az I. fázisban a sószállítás gyorsabban nőtt, mint a vízáramlás; II. fázisban relatíve konstans maradt. Ebben a fázisban tehát a víztranszport hatása semmiképpen sem lehet közvetlen. A III. fázisban az iontranszport újra emelkedett. Az ionvándorlás három szakasza arra mutat, hogy a vízmozgás az iontranszportot kétféle

módon befolyásolhatja. *Indirekt* módon: függetlenül a vízmozgás sebességétől meredekebbé teszi az iongrádienst a xilém és a kéreg között. *Direkt* módon: növelve a sók permeabilitását, aminek következtében a sók egy része a vízzel együtt passzívan áramlik.

Kálium-ionra vonatkozó kutatások alapján ugyanígy elismerik a folyamat kettősségét, az ionoknak az oldatban történő áramlását és a független só- és víztranszportot. Emellett részletesen vizsgálták a gyökérbe előzetesen felvett ún. raktározott kálium viselkedését. Megállapították, hogy a kálium-áramlás növekedése független attól, hogy a külső oldatban jelen volt-e a vizsgált ion. Tehát a megnövekvő vízáram a szövetszekréciót gyorsítja. Nem állítják azonban azt, hogy a káliumnak akkumulálódnia kell, mielőtt bejut a xilémbe, vagyis azt, hogy a raktározás esszenciális lépése lenne a transzportnak. A raktározott és a szállítódó kálium dinamikus egyensúlyban lehet egymással. A gyökérből a hajtásba irányuló, xilémben történő transzport további kutatásában rendkívül érdekes kérdés marad a különböző ionok egymásra gyakorolt hatása: a vakuólumban történő felhalmozódás, a szállítódó ionok és a xilémben levő ionok egyensúlya.



281. ábra. P^{32} (radioaktív foszfor) és össz-só transzlokáció – emelkedő külső nyomás mellett

A HÁNCSBA TÖRTÉNŐ ANYAGSZÁLLÍTÁS

A struktúra és a funkció (működés) szorosan összekapcsolódik valamennyi biológiai rendszerben. Az összetartozás azonban nem mindig egyformán szembetűnő. A háncsban történő anyagszállítás egyike azoknak a folyamatoknak, ahol a kérdés tárgyalását valamennyi szerző a struktúra ismertetésével kezdi, mivel a működés mechanizmusára vonatkozó elmélet már akkor is alapjában támadható, ha részleteiben nem egyeztethető össze pl. a rostacső felépítésével.

A háncs szöveti szerkezetével itt n em foglalkozunk, hanem utalunk e kötetnek „A hajtásos növények vegetativ szerveinek kialakulása és működése" C. fejezetére (I. köt., 100. old.).

Ha az anyagszállítás szempontjából fontossági sorrendet akarunk felállítani a háncsszövet alkotóelemei között, akkor a *rostacsövet* kell elsősorban kiemelnünk mint a nagy távolságra történő szállítás helyét. A rostacső rostacsőtagokból tevődik össze, s ezeket a rostalemez választja el egymástól. A háncselemek felépítése egészen különleges. Ismeretünk az érett rostacsövek szerkezetéről nagyon lassan alakul ki, mivel szerkezetük labilitása következtében vizsgálatuk sok nehézségbe ütközik. Legszembetűnőbb sajátságuk,

hogy érett állapotban nincs sejtmagjuk. A sejtmag az érés folyamán először megduzzad, majd elveszti festhetőségét, és végül teljesen szétoszlik. A rostacsövek plazmájában - főként a kétszikűekben - a sejt érése folyamán ún. *nyálkatestek* figyelhetők meg, amelyek a sejtmag szétesésével egyidőben megduzzadnak, éles határfelületüket elveszítik és a vakuóla tartalmaként szétoszlanak a sejtben. A nyálkatestek bizonyos növényekben megmaradnak az érett sejtek plazmájában is. A nyálkatest anyagát fehérje-természetűnek tartják.

Az érett rostacsőtagban vékony plazmabélés és nagy vakuólum található. A festhetőség, a fénytörés hiánya, és a plazma rendkívüli érzékenysége miatt nagyon nehéz volt megbizonyosodni arról, hogy a rostacsövek plazmolizálhatók. A tonoplaszt létezése is kétséges, vagy más szerkezetű, mint a közönséges vakuólával rendelkező sejtekben. A háncselemek sejtfala olykor viszonylag vastag. Kitűnik rendkívül nagy mértékű hidratáltságával is. A sejtfal cellulózból áll; lignin beépülést nem lehet kimutatni. A rostacsőtagokat elválasztó rostalemez - mint a neve is kifejezi - pórusos szerkezetű. Ezeken a nyílásokon keresztül plazmodezmák (plazmafonalak) kötik össze a tagokat egymással. A plazmodezmákat a *kallóz* nevű anyag veszi körül gallérszerűen. Régebben a kutatók azt hitték, hogy a sejteket összekötő hidakon át nemcsak a plazma, hanem a vakuólák láncolata is összeköttetésben van egymással. Ezt az elképzelést újabban elvetik, és azt állítják, hogy a pórusok csak a kallózzal és a plazmával vannak kitöltve. Egyes vélemények szerint a rostacsövek plazmája és fala olyan nagymértékben áteresztő a víz és a különböző anyagok számára, hogy a rostalemez struktúrájának alig van jelentősége az anyagszállítás szempontjából. A pórusok területe a rostalemeznek kb. 50%-a. A kallóz egy jellegzetes poliszacharida, amely gyors képződésével sérülés esetén elzárja a rostacsövet. Enzimatikus lebontásával viszont utat nyit a további áramlásnak. A rostacső öregedésével egyre több kallóz képződik.

A háncsba történő szállítás mechanizmusának megértéséhez a modern módszerek nyitották meg az utat - talán jobban, mint más esetekben. Hosszú időn keresztül csak az ún. *gyűrűzési kísérletekkel*, a háncs- vagy a xilém-elemek átvágásával tudták a kérdést megközelíteni. A gyűrűzés után, amikor már az átvágás hatása jól észlelhető volt, meghatározták az átvágás felett és alatt a háncs és a xilém anyagtartalmát. Az anyagok mennyiségi és minőségi megoszlásából kétségtelenül le lehetett már vonni az anyagok szállításának a helyére és irányára vonatkozó következtetéseket. A szénhidrátok akár a fotoszintézis eredményei, akár a raktározó szövetekből származnak, mindkét - csúcsi és alapi - irányban a háncsban transzportálódnak. A nitrogéntartalmú vegyületek szállítására vonatkozóan a gyűrűzési kísérletek nem adtak egyértelmű eredményeket, mivel a xilémben történő szerves-nitrogénszállítás lehetőségét csak az utóbbi másfél évtizedben bizonyították be a könnyezési nedv papírkromatográfiás analízise segítségével.

Sikeresek voltak a gyűrűzési kísérletek a vírusok szállítását illetően: bebizonyították a vírusok szétterjedésének különböző lehetőségeit a növényben. Vannak csak a háncsban szállítódó vírusok, amelyek a tápanyaggal együtt mozognak. Ezeknek a növényben való szétterjedéséből viszont a tápanyagszállítás útjaira is lehet következtetni.

A gyűrűzésnek megvan az a hátránya, hogy nemcsak a háncsot vágja át, hanem a fiatal xilém-elemeket is, ahol éppen a víz jó része transzportálódna. Gyűrűzést természetesen csak fás növényeken lehet végezni; a lágyszárú növényekben történő transzportra közvetlen bizonyítékokat nem ad.

A *fluoreszkáló festékeket* zselatinban oldva helyezték a levél fonákán a levélérre, eltávolítva arról előzőleg az epidermiszt. A festékek csak a háncsba jutottak be, a xilémbe nem. A fluoreszkáló festékekkel mérni tudták a szállítás sebességét. Bizonyítékokat nyertek arra vonatkozólag, hogy a festék nem a sejtfalakban szállítódik, és a rendszer ozmotikus állapota hat a mozgására.

Különleges technikát dolgoztak ki a háncsnedv megbízható kinyerésére. Bizonyos levéltetvek a szipókájukat a működő rostacsőbe szúrják, és ebből nyerik táplálékukat

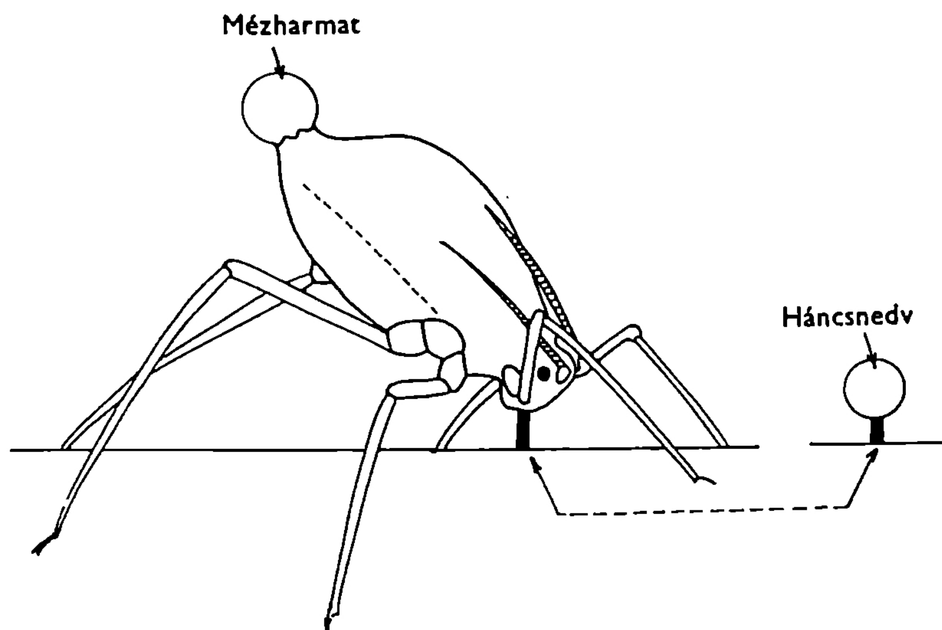
(282. ábra). A rovarokat táplálkozás közben elkábítják, és átvágják a szipókájukat, amelyből a háncsban fennálló nyomás következtében napokon keresztül háncsnedv választódik ki. A szellemes megoldás biztosítja a növény sértetlenségét, s bizonyítja, hogy természetes állapotban nyomás van a háncsban. Kromatográfiás analízissel összekapcsolva a módszert – meg lehetett állapítani a valójában rostacsőből származó anyag tényleges összetételét.

A háncsban történő transzport vizsgálatára leginkább a különböző izotópokkal jelölt szervetlen és szerves vegyületeket használták fel. A legelső kísérletet a magyar származású *Hevesy* végezte 1923-ban, az ólom izotópjával. A jelölt anyagokat különbözőképpen juttathatják a növénybe; vagy a gyökéren, vagy a levélen keresztül, oldott anyagként vagy gáz formájában. A fotoszintézis termékeibe beépülő szénatom különösen alkalmas ezek szállítási módjainak a vizsgálatára.

A háncsnedvben szállított anyagoknak nagy részét cukrok alkotják – a teljes mennyiség 10–25%-át. Mégpedig érdekes módon – széles körű vizsgálatok szerint – a szállított cukor szacharóz. Hexózokat nem tudtak kimutatni a háncsnedvben. Néhány növényfajban oligoszacharidákat is találtak. Ezeket szacharóz és egy- vagy több molekula D-galaktóz alkotja. Amikor két olyan növényt oltottak egymás fölé (napraforgót és csicsókát), amelyekben az edények körül levő sejtek anyagcseréje teljesen eltérő jellegű (a napraforgóban a monoszacharidák az uralkodók, míg a csicsókában a fruktóz típusú oligoszacharidák), akkor az asszimilátumok változatlanul szacharóz formájában szállítódtak.

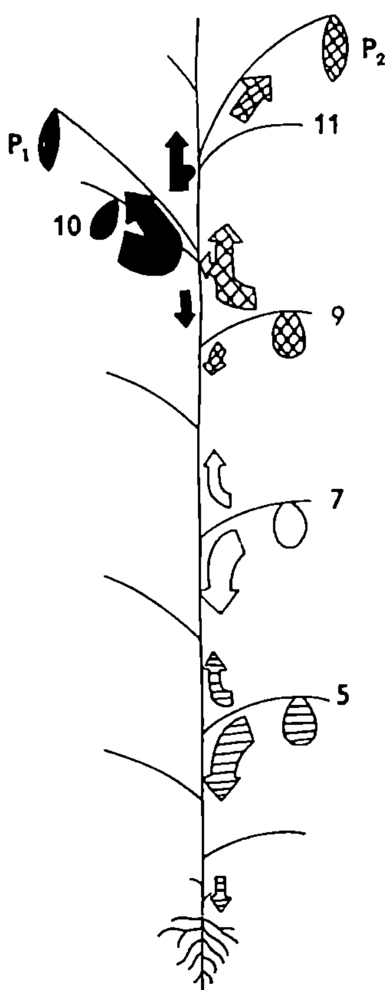
A nitrogéntartalmú vegyületek közül az aminosavak és amidok szállítódnak az öregedő levelekből a növekvő részek felé. Érdekes a nitrogén koncentrációjának az évszakos változása. A fűzfa háncsnedvének a nitrogéntartalma rügyezéskor 0,2%, rügyfakadáskor és az első levelek megjelenésekor 0,12%, a levelek érett állapotában 0,03% és a lombhulláskor 0,13%.

Egyéb anyagok meghatározásáról a „szipókás" módszerrel még nem áll rendelkezésre elég kísérleti adat, más módszerrel végzett vizsgálatoknál pedig a nagyon kis mennyiségben jelenlevő anyagokról nem lehet megállapítani, hogy a szállított anyagok közé tartozott-e, vagy a háncs sejtjeinek az anyagából származik.



282. ábra. A háncsnedv kinyerése levéltetű felhasználásával

A szerves anyagok a növényben a képződés helyéről a felhasználás helyére szállítódnak. Ezek lehetnek a különböző növekedési pontok, merisztematikus szövetek, hajtás-, gyökércsúcs, virág, termés. Felhasználás helyének tekinthetjük – ebből a szempontból – a raktározás helyét is. A fotoszintézis folyamán a levelekben keletkező szénhidrátok szállításának az iránya a levél helyzetétől, a termés fejlődésétől és helyétől, a napszakok változásától és még sok más tényezőtől függ. Számos vizsgálat bizonyítja, hogy a foszfát-ionok szállítása a levelekből összekapcsolódik az asszimilátumok szállításával. Rövid kísérleti periódus alatt tehát a könnyen mérhető radioaktív foszfátot használni lehet a szállítás irányának, mértékének és sebességének a meghatározására. A 283. ábrán látjuk a borsó növényben a foszfát megoszlását; a nyilak vastagsága a szállított mennyiség relatív nagyságát jelöli. Jól látszik, hogy valamennyi levélből a gyökér felé és a hajtáscsúcs felé is történik szállítás, a viszonylagos mennyiség azonban a levél helyzetétől függ. Az 5. és 7. levélből a foszfát inkább a gyökér felé szállítódik. A 10. levélből a P_1-gyel jelölt termésbe, a 9. levélből pedig a P_2-vel jelölt termésbe kerül a foszfát fő tömege. A termés valamelyikének vagy a növekvő hajtáscsúcs eltávolításának a hatására a szállítás megoszlása rendkívül gyorsan átalakul.



283. ábra. P^{32}-vel jelölt vegyületek szállítása borsó növényben

Látjuk tehát, hogy a növényben a viszonylag egyszerű felépítésű szállítópályákban egyidejűleg több irányú transzportnak kell lejátszódnia. Emellett még a rostacsövekben különböző jellegű anyagoknak (pl. szerves anyagok, ionok) és ugyanazon anyagnak, pl. a szacharóznak az ellentétes irányú transzportja is lejátszódhat. Ez az egyidejű, de két irányú transzport vagy ugyanabban a szállító pályában történhet, vagy azonos nyalábban, de különböző rostacsövekben, vagy pedig különböző, esetleg egymás mellett futó szállítónyalábokban. Fluoreszcein és szacharóz felhasználásával a levélnek azon a részén, ahol egy szállítónyaláb van, bizonyítani lehetett, hogy egyidejűleg két irányú transzport is lejátszódhat a háncsban. Két festék – fluoreszcein és eszculin – felhasználásával igazolható volt az is, hogy a két, egymás után adagolt festék a rostacsőben egymás mozgását nem befolyásolta, tehát két különböző anyag más-más sebességgel szállítódhat. Egyidejűleg ellentétes irányú szállítást azonban azonos rostacsőben még nem tudtak kimutatni.

A szállítás mechanizmusának részletezése előtt a transzportnak még néhány fontosabb jellemzőjét kell megismernünk. Leglényegesebb a szállítás sebességének a kérdése. A maximális sebesség közvetlen mérések alapján (radioaktív izotóppal) 100–200 cm/óra. Amikor még a szállítás sebességére a gyümölcs száraz súlyának a növekedéséből következtettek, külön problémát okozott annak a keresztmetszetnek a becslése, amelyen át a rostacsőben az anyagoknak áramlaniuk kell. Ez ma is fontos, ha az idő-

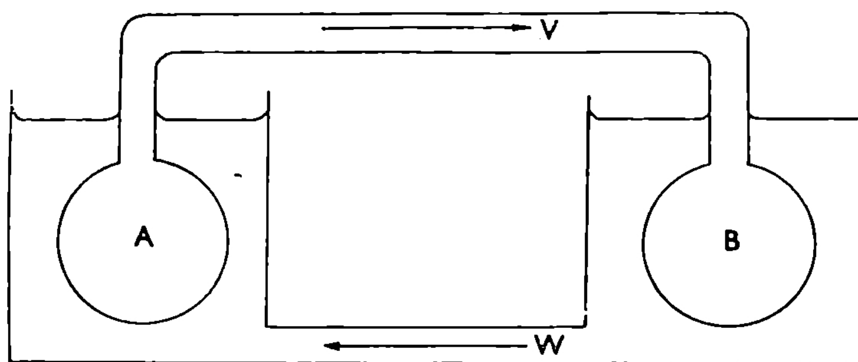
egység alatt szállított anyag mennyiségére is gondolunk. Ha a szállítás pl. csak a citoplazmában történne, amely az egész területnek kb. csak 5%-át teszi ki, azonos anyagmennyiség szállításához 20-szoros sebességnövekedés lenne szükséges. Ugyanilyen problémát okoz az a feltevés, hogy a szállított anyag a rostalemezen keresztül csak a plazmahidakon át jut tovább. Az izotópos módszerrel mért tényleges szállítási sebességet figyelembe véve, valamint a rostacsövek szerkezetét tekintve, elég nehéz megnyugtató elképzelést felépíteni a szállítás mechanizmusáról.

A rostacsövek protoplazmájának a viselkedése eltér a parenchimatikus élő sejt és a teljesen passzív szerepet játszó, tökéletesen áteresztő, nem plazmolizálható sejt működésétől. A rostacsövek plazmájának szemipermeabilitását nemcsak a plazmolizálhatósága, hanem még a következő megfigyelések is bizonyítják. A háncsnedv fokozatosan felhígul, tehát a turgor csökkenésével a környező sejtekből a rostacsövek vizet vesznek fel. A háncs néhány napig turgoszcens marad a növény leveleinek lehullása után. A rostacsövekben a különböző anyagok koncentrációjának csökkenése és molekulasúlyuk között nincs korreláció, tehát a kis molekulasúlyú anyagok koncentráció-grádiense nem meredekebb, mint a nagyobb molekulasúlyú anyagoké. Mindezeket a jelenségeket egy teljesen áteresztő plazma esetében nem lehetne megfigyelni.

A rostacsövekben, amint azt már előzőleg említettük, a cukor főként szacharóz formájában van jelen, ugyanakkor a levél sejtjeiben cukorfoszfátokként található. A szacharóz koncentrációja a rostacsőben magasabb, mint a környező sejtekben. Ezek szerint a cukroknak át kell alakulniuk, és koncentráció-grádienssel szemben – tehát aktív folyamatok segítségével – kell bejutniuk a háncselemekbe. Ezek a reakciók valószínűleg a kísérő sejtekben és a háncsparenchimában játszódnak le. A sejtekben foszfatáz-aktivitást sikerült kimutatni, ami támogatja az előbbi feltételezést. A szállítás folyamán a cukrok nem egyenlő mértékben használódnak fel, amit szintén a kísérő parenchimatikus sejtek aktív működésével lehet magyarázni.

Az elmondottakat figyelembe véve, tegyük fel a kérdést: milyen mechanizmussal szállítódnak az anyagok a rostacsőben? Soroljuk fel azokat a bebizonyított kísérleti eredményeket, amelyekkel az elméletnek számolnia kell. Tudjuk azt, hogy a fluoreszkáló festékek vándorlási sebességével szemben (0,5–50 cm/óra) az izotóppal jelölt vegyületek vándorlása nagyon gyors. A rostacsőben a szacharóz koncentrációja magasabb, mint a környező sejtekben. A kísérő parenchimatikus sejtekben a növényfajokra jellemző különböző szénhidrátok fordulnak elő, a szállított szénhidrát azonban a szacharóz. A növényben cirkuláló elemek szállítása részben a xilémben történik. A kisebb mennyiségben előforduló anyagok nem vándorolnak szükségszerűen a saját koncentráció-grádiensük mentén. A szállítás irányát a képződés és a felhasználás alakítja ki. Ha ezekben változás történik, akkor a szállítás iránya megváltozik. A felhasználás irányában a szacharóz koncentrációja csökken.

Elsősorban az a kérdés, hogy a szállítódó anyagok vándorolnak-e a rostacsőben egy álló fázisban (a sejt anyagában), vagy az oldószer (víz) áramlásával együtt transzportálódnak a felhasználási hely felé? Az első esetben *diffúzió*ról, az utóbbiban *tömegáramlás*ról beszélhetünk. *Münch* szerint egy irányú víz és oldott anyag áramlás (tömegáramlás) történik a turgor-nyomás-grádiens mentén. Feltevésének igazolására egy rendkívül egyszerű ozmotikus rendszer működéséből indult ki (284. ábra). Az *A* féligáteresztő falú edény cukoroldatot tartalmazott. Vízfelvétel következtében a cukoroldatot átpréselte a *V* összekötő edényen keresztül a *B* edénybe, amelyben az ozmotikus koncentráció alacsonyabb. Ebből a sejtből víz préselődik ki mindaddig, amíg a két edényben az ozmotikus koncentráció azonossá nem válik. Az edények fala tágulásra nem képes. A víz *W* oldaton keresztül ismét az *A* edényhez áramlik. Növényre áttéve ezt a rendszert; az *A* a zöldlevél-parenchimát jelenti, amely az asszimiláció folytán állandóan termeli a cukrokat. *B* egyenlő a növekvő, illetve raktározó sejtekkel, ahol a szállított cukrok elhasználódnak, vagy keményítővé



284. ábra. Ozmotikus rendszer *Münch* elméletének illusztrálására

alakulva ozmotikus értéküket gyakorlatilag elveszítik. *V* a rostacsöveket, *W* pedig a xilém-elemeket jelentené. A levélből tehát a növekedő és raktározó sejtek felé történik a cukoroldat tömegáramlása – a turgor-nyomás csökkenésének a hatására. Itt a sejtekből kipréselődő vizet a xilém-elemek vennék fel és szállítanák ismét a levelekbe.

Mi maradt meg napjainkban *Münch* hipotéziséből? Tulajdonképpen csak a tömegáramlás feltételezése, amely a rostacsőre korlátozódik. A rostacső kétségtelenül turgeszcens állapotban van; a képződés és a felhasználás helye közötti távolságon a rostacsőben az ozmotikus nyomás esése és a szacharóz koncentrációjának a csökkenése kimutatható. Sőt újabban kísérleti bizonyítékaink vannak arra vonatkozólag, hogy a nagyobb nyomáscsökkenés a háncsban gyorsabb áramlást vált ki. A háncsban közvetlenül nem lehet megváltoztatni a nyomást. Ha azonban egy hajtásszegmenten a xilémben meghatározott nyomással vizet áramoltatunk át, akkor az alkalmazás helyén és a hajtásdarab nyitott vége között nyomáscsökkenés jön létre. Ez közvetett módon – a háncsban történő vízfelvétellel – ugyancsak hidrosztatikus nyomáscsökkenést hoz létre a háncsban. A floém-exudáció annál gyorsabb, minél nagyobb volt az alkalmazott nyomás. A szacharóz koncentrációja ugyanakkor nem változott. A koncentrált szacharóz-oldattal együtt áramlanak a többi, legkülönbözőbb molekulasúlyú, elektromos töltésű és felületi feszültségű anyagok. A kis mennyiségben jelen levő anyagok mozgását tehát a cukoroldat áramlása határozza meg, s nem szükségszerű, hogy saját koncentráció-grádiensük mentén áramoljanak. Koncentrációjukat a rostacsövet körülvevő parenchimatikus sejtek aktív felvétel ⇄ leadás folyamatán keresztül befolyásolhatják. Az ozmotikusan aktív anyagok (szénhidrátok) képződését és mint ozmotikumoknak az inaktiválódását a raktározó, felhasználó sejtekben az anyagcsere szabályozza, többlépcsős, aktív folyamat formájában, amelyek tulajdonképpen irányítják a szállítást a képződés és a felhasználás helye között.

A xilémben történő, ellenkező irányú víztranszport feltételezésére nincsen szükség. A víz csak teljesen merev rendszerből préselődhetne ki, azonban a növényi sejtek osztódásuk, növekedésük során növelik térfogatukat.

A tömegáramlás elmélete ellen szól a rostalemezek struktúrája. A kapillárisokban történő áramlás törvényszerűsége szerint: ha a rostalemezek pórusai nyitottak lennének, akkor a talált ozmotikus grádiens elegendő lenne a kapott sebességi értékek magyarázatára. Ha azonban ezeket a pórusokat plazma tölti ki, akkor sokkal nagyobb erő szükséges a gyors áramlás fenntartására. Elméletileg általában a tömegáramlás létrejöttéhez a pórusoknak legalább 40 Å átmérőjűeknek kell lennie. Viszont ebben a nagyságrendben a tömegáramlást létrehozó nyomáskülönbség több száz atmoszféra. Sajnos, még nem találták meg azt a módszert, amellyel meg lehetne mérni a rostalemez tényleges permeabilitását. A szacha-

róz teljesen passzív ozmotikus áramlásával szemben áll az a tény is, hogy az elölt háncson keresztül szacharóz-szállítás nem történik.

A tömegáramlás hipotézise mellett, amely nem ad egészen kielégítő magyarázatot, még számos más elképzelést találunk az anyagszállítás folyamatának a megértéséhez. A *protoplazmaáramlás elmélete* szerint maga az áramló protoplazma szállítaná az anyagokat. Ez ellen az elképzelés ellen elég határozott kifogásokat lehet felhozni. Kérdéses, hogy az érett háncselemben a plazma rendelkezik-e olyan anyagcsere-aktivitási szinttel, amely a plazmaáramlást fenn tudja tartani. Eddig érett háncselemben plazmaáramlást nem tudtak megfigyelni. Ezt azonban még a rendkívüli labilitásával meg lehet magyarázni. Más sejtekben mért plazmaáramlás sebessége annyira lassú, hogy nem lehet összevetni a rostacsőben észlelt tényleges szállítási sebességgel.

A *diffúzióval* történő szállítást ugyancsak a transzport sebessége miatt tartják elképzelhetetlennek. A szacharózoldat diffúziós konstansa és a floémben történő szacharózszállítás sebességéből kiszámított diffúziós konstansok között legalább 40 000-szeres a különbség. Ezért a gyors szállítást egyes kutatók *aktivált diffúzió*nak nevezik. Feltételeznek egy olyan struktúrát, amely lehetővé teszi a szacharóz szinte ellenállás nélküli szállítását. Elképzelhető, hogy folyadékfázisok között a felület-aktív anyagok koncentrációja sokkal magasabb, mint az egész anyagban. Ezáltal a koncentráció-grádiens is sokkal nagyobb lehet, mint az egész anyagban, ami már önmagában is elősegítheti a gyorsabb mozgást. Néhány újabb kísérleti adat is támogatja az aktivált diffúzió feltevését. A legkülönbözőbb izotópok szállításának sebességét és koncentrációját mérve azt tapasztalták, hogy mennyiségük a bevitel helyétől jellegzetesen (exponenciálisan) csökken. Ez jól egybevág a diffúziós koncentráció-csökkenés törvényszerűségével. Tömegáramlást feltételezve csak akkor magyarázható, ha az anyagok fokozatosan leadódnak a rostacsövekből a parenchimatikus sejtekbe. Különböző modern technikai módosításokkal készített metszetek és felvételek a kankalin és a tök érett rostacsöveiről azt mutatják, hogy a rostacsövekben hosszirányú tubuláris plazmafonalak vannak, amelyekben még vékonyabb fonalak haladnak. A „csövek" plasztiszokat és mitochondriumokat is tartalmaznak, és áthatolnak a rostalemezen.

Azt az általános következtetést vonathatjuk le az eddigi kutatásokból, hogy szervesanyag-transzport „tömegként" történik, valószínűleg nem egész egyszerűen a hidrosztatikus grádiens mentén, hanem aktív folyamatok részvételével.

A NÖVÉNY LÉGZÉSE

A LÉGZÉS FUNKCIÓI

Az élő szervezetek életműködései energia felhasználását igénylik. Ennek az energiaigénynek többféle oka van. A szervezet egyik jellemző sajátsága, hogy életműködéseinek szükségszerű feltételeként energiában gazdag vegyületeket, fehérjéket, nukleinsavakat, lipoidokat, szénhidrátokat szintetizál és halmoz fel. A szervezet nagymolekulájú vegyületei térbelileg jól meghatározott rendben helyezkednek el, csak az élőkre jellemző sejt- (szövet-, szerv-) szerkezeteket alkotva. E szerkezetek kialakulása és fenntartása, amely persze a bioszintézis munkájától élesen nem választható el, szintén csak energia felhasználásával lehetséges. Ugyancsak energiaigényes folyamat a legtöbb anyag felvétele a külső természetből, valamint szállítása és halmozása is, éppúgy, mint a mozgási, kiválasztási folyamatok. Végeredményben azonban az összes energiát felhasználó életfolyamatok az anyagcsere részeinek tekinthetők. Egyszerűbben tehát azt mondhatjuk, hogy *az anyagcsere lefolyásához van szükség kívülről származó energia hasznosítására.*

Az energia megmaradásának törvénye az egész természetre érvényes, tehát a növényi szervezetre is. E törvény szerint energiát a semmiből teremteni nem lehet. E könyvnek a fotoszintézisről szóló fejezetéből kitűnik, hogy – ha eltekintünk a kemoszintetizáló baktériumoktól – az összes élő szervezet a Nap sugárzó energiáját hasznosítja, közvetlenül vagy közvetve. De csak a fotoszintetizáló *(fotoautotróf)* növényeknek van meg az a különös képességük, hogy a Napból érkező sugárzó energia egy részét szerves vegyületekben, azok kötéseinek kémiai energiája formájában raktározni tudják.

A fotoszintézisben keletkező vegyületek egy kisebb része (pl. az aminosavak) közvetlenül a protoplazma (a fehérjék) felépítésére fordítódik. Nyilvánvaló azonban, hogy a fotoszintézis a fotoautotróf növények energiaszükségletét sem fedezheti teljes mértékben közvetlenül. A magasabbrendű növények testének jelentős részei voltaképpen képtelenek fotoszintézisre (heterotrófok), így pl. a gyökerek teljes egészükben, az összes osztódó szövetek, a hajtásoknak legalábbis a belső szövetei stb. Még a fotoszintetizáló levélben is heterotrófok pl. a levélér szövetei. Emellett tekintetbe kell venni azt is, hogy a fotoszintézis csak kellő megvilágításban folyik, éjjel tehát teljesen szünetel. Márpedig az aktív élet állapotában levő szerveknek állandóan szükségük van energiára.

Így megérthető annak a ténynek a jelentősége és egyben szükségszerűsége, hogy a fotoszintézis túlnyomó részben olyan vegyületeket termel, amelyek nem közvetlenül protoplazma-építőkövek, hanem inkább energia-konzervek, amelyekben a Nap sugárzó energiája olyan módon van tárolva, hogy később felhasználható legyen. Az efféle vegyületek közül a legfontosabbak a szénhidrátok, bár hasonló funkciót más vegyületek, így a zsírok és az olajok, illetve (különösen magvakban) tartalékfehérjék is betölthetnek. Éhező sejtek saját protoplazma-fehérjéik egy részét is lebontják, hogy energiát nyerjenek.

Az ilyen energia-konzerv szerepét betöltő vegyületek (szokottabb nevükön *légzési vagy*

disszimilációs szubsztrátumok) energiatartalma azonban nem használható fel közvetlenül az anyagcserében, hanem annak először disszimiláció (légzés vagy erjedés) útján hasznosítható formába kell átmennie. Hogy mi ez a hasznosítható forma és hogyan jön létre, arról később fogunk beszélni; ugyancsak később fogjuk kifejteni a légzés és az erjedés fogalmát és lefolyásuk részleteit is.

Az élőlények nagy része azonban heterotróf, és így arra van utalva, hogy az autotróf (elsősorban a fotoszintetizáló) szervezetektől kapott kémiai energiát használja fel. A növények közül heterotróf a baktériumok zöme, a gombák mind, sőt egyes magasabbrendű növények is. Heterotróf az egész állatvilág, beleértve az embert is. E szervezetekben még nyilvánvalóbb a disszimiláció (légzés vagy erjedés) szerepe, mert ez jelenti az energiaszerzés egyedüli módját. Nincs egyetlen olyan természetes eredetű szerves anyag sem, amely ne lenne alkalmas valamely heterotróf organizmus energiaforrásául. A mikroorganizmusok (elsősorban a baktériumok és a gombák) különösen bámulatos képességeket mutatnak e tekintetben. Vannak köztük olyanok, amelyek a növényi sejtfalak nehezen bontható anyagait, a cellulózt és más poliszacharidokat, vagy a kémiailag sokkal ellenállóbb lignint (faanyagot) hasznosítják. De akadnak olyanok is, amelyek a kőolaj szénhidrogénjeit, vagy a fenolt, a naftalint, a kaucsukot is bontják. A földi élet szempontjából nagyon fontos az a tény, hogy bizonyos szervezetek az erősen ellenálló szerves anyagokat is hasznosítani tudják, s végeredményben széndioxiddá és vízzé alakítják. Ilyen módon jön létre a szén körforgalma, amely nélkül a légkör hamarosan elszegényedne széndioxidban, és a földi élet alapja, a fotoszintézis megszűnne.

A szervezet energiaszükségletének kielégítése azonban csak egyik funkciója a légzésnek és az erjedésnek. E folyamatokban (a fotoautotróf szervezetekben azonban a fotoszintézis során is) termelődnek olyan reakcióképes vegyületek, amelyek a felhasználhatóvá vált energia segítségével képesek átalakulni a szervezetet felépítő, annak működéseiben szerepet játszó nagy- és kismolekulájú vegyületekké. Megjegyzendő azonban, hogy a protoplazma vegyületeinek építőkövei nem mindig származnak ugyanazon szervezet légzési (vagy fotoszintetikus) folyamatából. Különösen a mikroorganizmusok közt, valamint az állatvilágban gyakori az az eset, hogy egyes kismolekulájú vegyületek (némely aminosavak, vitaminok stb.) készen kerülnek be a sejtbe. A légzés szerepe ez esetben főleg csak az ezek összekapcsolásához, nagyobb molekulába való beépítésükhöz szükséges energia szolgáltatása.

Az eddig mondottak alapján leszögezhetjük, hogy az élő szervezeteknek életfolyamataik lebonyolításához feltétlenül szükségük van a disszimiláció folyamataira. E tétel alól egyetlen, de valójában csak látszólagos kivétel van. Igen kevés vizet tartalmazó kitartó szervek, pl. száraz magvak, baktérium- és gombaspórák életképességének fenntartásához nem szükséges disszimiláció. Sőt, ezek annál tovább maradnak életképesek, minél teljesebb mértékben van gátolva az anyagcseréjük – tehát disszimilációjuk is – a hőmérséklet alacsony volta és az oxigén hiánya által. A légköri oxigén helyettesítése nitrogénnel – e kitartó szervek életképességét konzerválja, az oxigén viszont megrövidíti azt. Ezek a tények azonban valójában nincsenek ellentmondásban az előbb mondottakkal. A disszimilációs folyamatok az életműködések kifejtéséhez szükségesek, e kitartó szervek azonban életjelenségeket nem mutatnak, a lappangó élet állapotában vannak. Az oxigén jelenlétében, pl. szobahőfokon észlelhető gyenge anyagcseréjük csak csökevénye a normálisnak, amely használható energiaformákat nem termel, hanem inkább lassú károsodásra vezet.

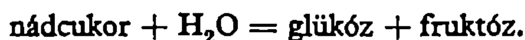
A KÉMIAI ENERGIÁK FELHASZNÁLÁSA AZ ANYAGCSERÉBEN

Köztudott dolog, hogy ha egy tárgyat a Föld nehézségi erőterében felemelünk, akkor az általunk végzett munka folytán a tárgy energiatartalma, ún. potenciális energiája megnő. A természet olyan állapotra törekszik, amelyben a munkavégzésre képes energiák mennyisége a legkevesebb. (Ez a legkisebb szabadenergia elve.) Éppen ezért, ha a felemelt (és alá nem támasztott) tárgyat elegendjük, az leesik és így szabadenergia-tartalma (potenciális energiája) csökken. Ugyanez az elv a kémiai reakciókra is érvényes, azzal a különbséggel, hogy a „szabad energia" ez esetben elsősorban (de nem kizárólag) a vegyületek kémiai kötéseiben rejlő, munkavégzésre képes energiatartalmat jelenti. A kémiai reakciók tehát csak olyan irányban és olyan módon játszódhatnak le, hogy közben a rendszer szabadenergia-tartalma csökkenjen. „*Exergonikus*"-nak nevezzük a szabad energia csökkenésére vezető, „*endergonikus*"-nak a szabad energia növekedésével járó reakciókat. A fentebb mondottakból nyilvánvaló, hogy endergonikus reakciók elszigetelten, önmagukban nem játszódhatnak le. Lefolyhatnak azonban akkor, ha szorosan kapcsolódnak valamely exergonikus reakcióhoz, mint annak következménye vagy előzménye, úgy, hogy a két reakció (vagy esetleg hosszabb reakcióláncolat) együttesen szabadenergia-csökkenést eredményez.

Ez az elv nemcsak rövidebb reakciósorozatokra, hanem az anyagcsere egészére is érvényes. A bioszintézisek endergonikus folyamatai a disszimilációs szubsztratum-bontás exergonikus reakcióival vannak összekapcsolva. Az anyagcsere energiaigényes *(endergonikus)* lépéseinek lefolyását az teszi lehetővé, hogy az egész bonyolult, összefüggő folyamatsorozat lejátszódása alatt a szabad energia összmennyisége csökken.

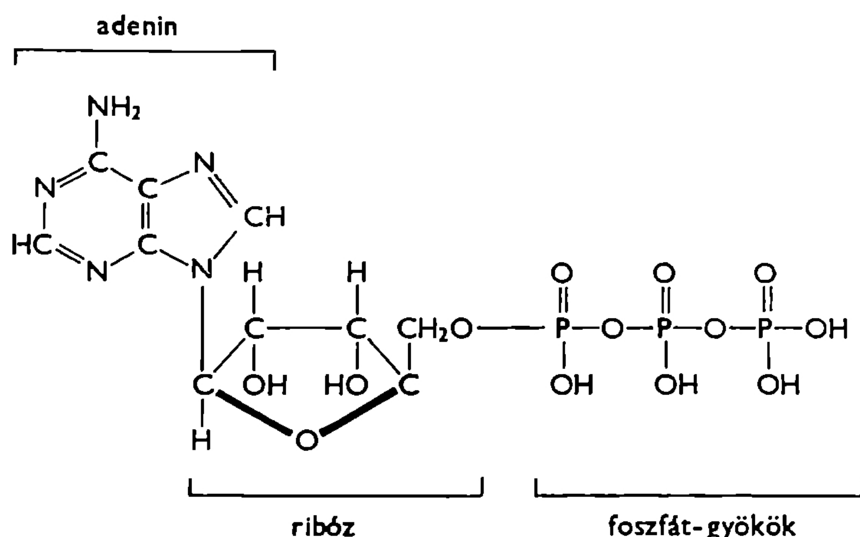
A disszimilációs szubsztrátumok kötéseiben jelentős mennyiségű kémiai energia van tárolva. Aránylag annál több ez az energia, minél több hidrogént és minél kevesebb oxigént tartalmaz a szubsztrátum, vagyis minél redukáltabb. A szubsztrátum lebontásának lényege a hidrogén elvonódása és átvándorlása alkalmas „H-akceptor"-ra. Ez a H-akceptor vagy hidrogén felvevő a légzésben a levegő oxigénje. A szubsztrátum tehát oxidálódik, ezért a légzést gyakran szokták lassú égésnek nevezni. Ez a folyamat erősen exergonikus, mint ahogy az igazi égés is az. Csakhogy a légzés és az égési folyamatok között van egy nagy különbség. Égéskor a kiinduló vegyületek és a végtermékek energia-tartalmának különbsége hő formájában jelentkezik. A légzési folyamatokban azonban, bár hő itt is termelődik, a légzési szubsztrátum energiájának jelentős része (különböző számítások szerint 45–70%-a) adenozintrifoszfát (ATP, 285. ábra), pirofoszfát kötéseinek energiájává alakul. Hogy ez az átalakulás miképpen történik, arról később szólunk. Most előbb azt kell hangsúlyoznunk, hogy elsősorban (ha nem is kizárólag) az ATP, ill. a benne tárolt energia valósítja meg a kapcsolatot a disszimiláció exergonikus és a bioszintézisek endergonikus folyamatai között; ez az energia teszi lehetővé a bioszintézisek energiaigényes lépéseinek végrehajtását. Ezt egy konkrét példából világosan megérthetjük.

A nádcukor alkalmas körülmények között kémcsőben is könnyen elhasítható – az invertáz (szacharáz) enzim segítségével – glükózra és fruktózra. Ez a reakció hidrolízis, mert víz részvételével történik:



$$\text{nádcukor} + H_2O = \text{glükóz} + \text{fruktóz.}$$

Ez a folyamat azért játszódik le könnyen, mert exergonikus. Következésképpen a nádcukor keletkezésének glükózból és fruktózból, víz kilépésével – endergonikusnak kell lennie. Ezért a glükóz és fruktóz az invertáz enzim jelenlétében sem kapcsolódik össze

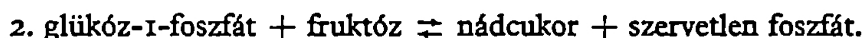


285. ábra. Az adenozintrifoszfát (ATP) szerkezete (az adenozindifoszfát vagy ADP két, az adenilsav – adenozimonofoszfát vagy AMP – pedig csak egy foszfát gyököt tartalmaz)

nádcukorrá. ATP és megfelelő enzimek segítségével azonban glükózból és fruktózból kémcsőben is lehet nádcukrot szintetizálni. Ekkor azonban a folyamat két reakcióból tevődik össze:



1. glükóz + ATP ⇄ glükóz-1-foszfát + ADP*



2. glükóz-1-foszfát + fruktóz ⇄ nádcukor + szervetlen foszfát.

Az első reakció erősen exergonikus, azért, mert az ATP egyik nagyenergiájú kötésének szakadásával jár, és ugyanakkor a glükóz-1-foszfátban létrejött C–O–P kötés energiatartalma aránylag kevés (de azért még mindig túl nagy ahhoz, hogy glükózból és anorganikus foszfátból ez a vegyület létre tudjon jönni).

A második reakcióban, amelyet egy bizonyos baktériumból nyert enzimmel lehet katalizálni, nem történik a szabadenergia-tartalom további csökkenése. Ez azt jelenti, hogy a glükóz és a foszfát közötti kötés energiája átmegy a nádcukorba, a glükóz–fruktóz közötti kötésbe. Együttesen azonban az 1. és 2. reakció erősen exergonikus, így a nádcukor szintézise megvalósulhat. Az ATP közrejöttével tehát lejátszódhat egy olyan folyamat, amely nélküle lehetetlen.

Az anyagcsere egészének lefolyása szempontjából igen fontos az is, hogy a nagy szabad energia-csökkenéssel járó (pl. ATP részvételével lejátszódó) reakciók mintegy irányító szerepet töltenek be. Az ilyen reakciók ugyanis nem fordíthatók meg, visszafelé nem játszódhatnak le, mert úgy erősen endergonikusak lennének. A kicsiny szabadenergia-változással vagy anélkül történő reakciók azonban bizonyos körülmények között visszafelé is lejátszódhatnak. Ha pl. nádcukrot és foszfátot hozunk össze enzim jelenlétében, az részben glükóz-1-foszfáttá és fruktózzá fog alakulni. Ez a reakció tehát megfordítható, reverzibilis. Nyilvánvaló, hogy a biokémiai történések fő irányát a meg nem fordítható lépések (példánkban az 1. reakció) határozzák meg.

* ATP = adenozintrifoszforsav; ADP = adenozindifoszforsav; az élő szervezetek leggyakoribb két energiahordozó vegyülete.

A LÉGZÉS ÉS AZ ERJEDÉS FOGALMA

A disszimilációs szubsztrátumbontás mechanizmusait két csoportra lehet osztani: erjedési és légzési folyamatokra.

Az erjedési folyamatokra az a jellemző, hogy a hidrogén vándorlása, átcsoportosulása a szubsztrátumon belül, az abból keletkezett bomlástermékek között történik. Így egyes molekulák (vagy egyes gyökök) oxidálódnak, mások pedig redukálódnak. Ez a mechanizmus előnyös annyiban, hogy külső H-akceptor (mint amilyen a légzésben a levegő oxigénje) nem szükséges hozzá, így tehát anaerob viszonyok között is lefolyhat. Előnytelen azonban, hogy az erjedésekben a szubsztrátum nem mineralizálódik teljesen (nem alakul egészében széndioxiddá és vízzé), és így a végtermékek még sok kémiai energiát tartalmaznak. A szubsztrátum energiája tehát rosszul használódik ki, és viszonylag kevés ATP keletkezik. Ezért az erjesztő szervezeteknek nagy mennyiségű szubsztrátumot kell feldolgozniuk ahhoz, hogy elegendő hasznosítható energiához jussanak. A mikroorganizmusok előidézte erjedések főbb típusait később tárgyaljuk, azonban már most megjegyezzük, hogy a magasabbrendű növényekben is történnek erjedéssel analóg folyamatok.

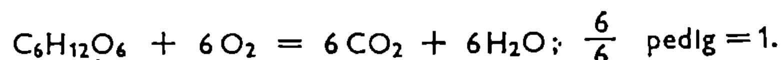
A mai felfogás szerint a Föld légköre eredetileg oxigént nem tartalmazott, az csak a fotoszintetizáló szervezetek kialakulása után halmozódott fel. Ezért a legelső élőlényeknek erjesztő szervezeteknek kellett lenniük. A légzés – amelyre éppen az jellemző, hogy a szubsztrátum hidrogénjei nagyszámú köztes stádiumon át végül is a levegő oxigénjével egyesülve vízzé alakulnak – aránylag késői állomása a filogenezisnek. A légzés nagy előnye ez erjedéssel szemben, hogy a szubsztrátum energiáját jó hatásfokkal hasznosítja, mert tipikus esetben a szubsztrátumot teljesen mineralizálja, széndioxiddá és vízzé alakítja – oxigén fogyasztása közben.

LÉGZÉSI GÁZCSERE

Az élő szervezet természetesen már eleve sok vizet tartalmaz, amellyel összevetve a légzés termelte mennyiség jelentéktelen és így kísérletileg is nehezen határozható meg. Sokkal könnyebb a légzési gázcsere tanulmányozása. A légzés termelte széndioxid mennyiségi meghatározása alapján már régóta tanulmányozzák a növények légzésének erősségét, valamint annak a külső és belső tényezőktől való függését. Megfelelő módszerekkel (amelyeket itt ismertetni nincs módunkban) könnyen mérhető a légzés oxigénfogyasztása is.

Növényélettani szempontból különösen fontos mutató a légzésben keletkezett CO_2 és az ugyanakkor fogyott O_2 térfogatainak, illetőleg (ami *Avogadro* törvénye értelmében ezzel egyet jelent) molekuláinak aránya. A légzési hányados értékéből következtetni lehet a növény légzési szubsztrátumainak jellegére és azok lebomlásának irányára, anélkül, hogy a növényt megsértenénk, analizálnánk.

Ha a légzési szubsztrátum hexóz (vagy egyéb szénhidrát), és teljesen mineralizálódik, akkor a hányados értéke 1. Ugyanis ekkor az összesített egyenlet:


$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 6\,H_2O;\ \frac{6}{6}\ \text{pedig} = 1.$$

Gyakori eset, hogy a hányados kisebb, mint 1. Számos gyümölcs növekedésének bizonyos szakaszában a szénhidrát-szubsztrátumok nem bomlanak el teljesen, hanem anyaguk egy része aránylag sok oxigént tartalmazó szerves savak (oxál-, alma-, citromsav stb.) formájában halmozódik. Ez azt jelenti, hogy az oxigénfogyasztáshoz viszonyítva a CO_2 termelés alacsony. Az érés folyamán azután a legtöbb termésben az ellenkező folyamatok játszódnak le: a felhalmozott savak nagy része elbomlik. A cukrok halmozásán kívül ez a jelenség is hozzájárul a termés ízének a javulásához. Ekkor természetesen a légzési hányados értéke az egység fölé emelkedik.

Ha a légzési szubsztrátum redukáltabb a szénhidrátoknál, pl. zsír vagy olaj, mint a csírázó len, ricinus, mák magjában, akkor a hányados 1-nél kisebb, mert a sok H eloxidálásához sok O_2 szükséges, de aránylag kevés CO_2 keletkezik.

Viszont 1-nél nagyobb a hányados akkor, ha a szubsztrátum bontása és a CO_2 termelés részben vagy egészben az O_2 közreműködése nélkül történik, vagyis ha a szövetben erjedési folyamatok (is) játszódnak le. Később látni fogjuk, hogy ezt a jelenséget egyes szövetek akkor is mutatják, ha egyébként elegendő oxigén van jelen.

Itt kell megemlékeznünk arról, hogy a légzési hányados sajátságos napszakos változásait mutatják egyes pozsgás növények, különösen a varjúhájfélék (*Crassulaceae* család), de a kaktuszok is. Éjjel ezek a növények fogyasztanak ugyan O_2-t, de igen kevés CO_2-t termelnek, vagy még pontosabban: a keletkezett CO_2-ot azonnal megkötik szerves savak karboxilcsoportja formájában. Ezért éjjel légzési hányadosuk igen alacsony, ugyanakkor pedig szöveteikben savhalmozódás észlelhető. Nappal e jelenség fordítottja játszódik le: a szerves savak teljesen elbomlanak, a légzési hányados pedig erősen 1 fölé emelkedik. E jelenséget napi savritmusnak szokták nevezni, és alkalmazkodás eredményének tekintik. A varjúháj- és a kaktuszfélék ugyanis pozsgás növények: testük tömegéhez képest felületük csekély, tehát alacsony a CO_2 felvételére alkalmas gázcserenyílásaik száma is. A növény számára ezért feltétlenül hasznos, hogy a légzési szubsztrátumokból származó CO_2-t véglegesen csak akkor szabadítja fel, amikor az a fotoszintézisben azonnal ismét felhasználódhat.

AZ ERJEDÉSEK

A gyakorlatban a szénhidrátok (cukrok, keményítő, sejtfal-poliszacharidok) erjedéses lebontási folyamatai a legfontosabbak, azonban számos nitrogén- (N-) tartalmú vegyület, pl. az aminosavak is alkalmasak arra, hogy erjedési folyamatok során energiaforrásul szolgáljanak.

A szénhidrátok erjesztésének folyamatait általában a legnagyobb mennyiségben keletkező végtermék alapján szokták elnevezni, pl. etilalkoholos, tejsavas, vajsavas stb. erjedésnek. A különféle gombák és baktériumok igen változatos erjedési folyamatokat tudnak végrehajtani. E fejezet keretében azonban csak a legfontosabbakkal foglalkozhatunk.

Az etilalkoholos erjedés előidézői közül a legfontosabbak egyes élesztőgombák, különösen a *Saccharomyces* nemzetség fajai, amelyeknek erjesztő tevékenységét az ember ősidők óta hasznosítja a borászatban, a sör-, a pálinka- és a szeszfőzésben. Köztudott dolog, hogy a kenyértésztát is a belekevert élesztőgombák termelte CO_2 teszi lyukacsossá, könnyűvé. Félreértések elkerülése végett azonban megjegyezzük, hogy korántsem minden élesztőgomba tud erjeszteni. Sőt a *Saccharomyces* fajok is jobban növekednek és osztódnak O_2 jelenlétében, amikor hasonlóan lélegzenek, mint a magasabbrendű növények. Még *Pasteur* fedezte fel a múlt század hatvanas éveiben azt a jelenséget, hogy ha az előzőleg anaerób erjesztő élesztőgomba oxigénhez jut, az erjedés megszűnik, a szubsztrátum-bontás mértéke korlátozódik és aerob légzés indul meg. Ezt az átállítódást erjedésről légzésre Pasteur-reakciónak nevezik, de mechanizmusa máig sincs teljesen tisztázva.

Ha a melléktermékektől eltekintünk, az etilalkoholos erjedés egyenlete a következő: $C_6H_{12}O_6 = 2\,CH_3CH_2OH + 2\,CO_2$. A hexózból tehát két molekula etilalkohol és két molekula széndioxid keletkezik. Ez az egyenlet már 1815 óta ismeretes. Viszont az erjedés biokémiai mechanizmusának lényege csak e század harmincas éveiben tisztázódott. E mechanizmust, amelynek minden lépése specifikus enzimek hatására játszódik le, felfedezőiről *Embden–Meyerhof–Parnas*-féle, röviden EMP-útnak szokták nevezni. Egy másik szokásos elnevezése „*glikolízis*". Általános biológiai szempontból igen fontos az a tény, hogy nemcsak a szeszes erjedés, hanem a tejsavas és a vajsavas erjedés is, valamint az állati izmokban történő tejsavtermelés, a magasabbrendű növények légzésének bevezető szakaszai is* a glikolízis sémája alapján folynak le, és csupán a befejező lépésekben van eltérés. Lényegileg ugyanaz a reakció-sorozat tehát kimutatható az élőlények túlnyomó többségében, ami az élővilág egységének fényes bizonyítéka.

A szeszes erjedés szubsztrátumai közvetlenül egyes hexózok (glükóz, fruktóz, mannóz). A gomba a nádcukrot és a maltózt (amelyek diszacharidok) hexózokra, ill. részben azok foszfátésztereivé tudja elbontani, így ezek is alkalmasak szubsztrátumként, de fel tudja használni a saját sejtjeiben tartalékanyagként raktározott glikogént is, amely glükózgyökökből áll. A sejtjein kívül levő keményítőt azonban a gomba nem bontja, erjesztés előtt azt csíráztatott árpa, vagy egyes penészgombák keményítőbontó enzimeivel kell hidrolizálni.

Az egyenletből kitűnik, hogy az erjedés során a hexóz szénlánca elszakad. Ez két lépésben történik: először két db háromszénatomos vegyület keletkezik, majd – számos közbeeső lépés után – ezekből is leszakad egy-egy szénatom CO_2 formájában.

Az első hasadásra csak egy különlegesen reakcióképes hexózszármazék, a fruktóz-1,6-difoszfát képes. Mint a 286. ábra mutatja, ez a vegyület különböző szénhidrátokból eltérő utakon keletkezik, ATP kétszeri felhasználása közben. Ha azonban a szubsztrátum glikogén (vagy mint a magasabbrendű növényekben igen gyakran előfordul: keményítő), akkor az ATP egyszeri részvétele is elegendő a fruktózdifoszfáttá alakuláshoz. Megfelelő enzim hatására ugyanis a glikogén anorganikus foszfát segítségével is glükóz-1-foszfáttá tud szétesni (287. ábra).

Az ehhez hasonló, anorganikus foszfát segítségével történő bontásokat *foszforolízis*nek nevezik. A magasabbrendű növényekben a keményítő is rendszerint foszforolízis útján bomlik, a magvak csírázásakor azonban hidrolitikusan.

Az erjedés bevezető lépései tehát mind fruktózdifoszfát keletkezéséhez vezetnek. Innen a különböző szubsztrátumok bontásának útja azonos. Nincs tehát annyiféle bontási mecha-

* Ha eltekintünk az ún. hexózmonofoszfát-úttól (lásd később, I. köt. 427. old.).

286. ábra. Különböző szénhidrátok kapcsolódása a glikolitikus lebontásba (a megfordíthatatlan reakciókat egyszerű, a megfordíthatókat mindkét végükön kihegyezett nyilak jelzik; az itt szereplő szubsztrátumok közül a magasabbrendű növényekben a nádcukor és a keményítő a legfontosabbak: f – foszfát)

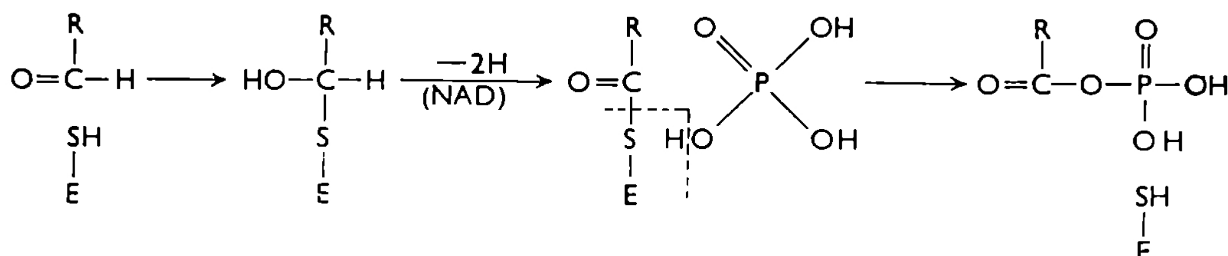
287. ábra. A glikogén (és a keményítő) egyenes láncú szakaszának foszforilálása

glükóz-1-foszfát

nizmus, ahány különféle cukor, mert a hosszas evolúció során igen gazdaságos, aránylag kevés enzimmel dolgozó egységes mechanizmus alakult ki.

A glikolízis további reakcióit a 288. ábra mutatja. A fruktózdifoszfát kettéhasadásakor voltaképpen két darab háromszénatomos szénhidrát, illetőleg azok foszfátésztere keletkezik. Ezek közül azonban csak a glicerinaldehid-3-foszfát tud tovább alakulni. Lebomlás előtt a dioxiaceton is ezzé alakul át, enzimes úton.

A következő lépésben a glicerinaldehid-3-foszfát aldehid-gyöke révén megkötődik egy specifikus enzim tiol-gyökén:



Az így keletkezett komplextől a *nikotinsavamid-adenindinukleotid* (NAD, l. 289. ábra) két hidrogént von el. A NAD ún. koenzim, egy aránylag kismolekulájú vegyület, amely az enzimhez kötődve vesz részt a specifikus enzimreakció végrehajtásában, jelen esetben a dehidrogenálásban, de azután az enzimről leválva a megkötött hidrogéneket magával viszi egy másik enzim felületére, amellyel együtt most már H-átadási reakciót végez. Vannak más természetű koenzimek is, de valamennyire jellemző, hogy szállító tevékenységet végeznek az enzimek között. A hidrogénelvonás következtében a –CO–S– kötés nagyenergiájúvá vált. Az enzim foszforolízis útján szabadul fel, amikor is az energiatartalom a –CO–O–P– kötésbe megy át. Makroerg (nagyenergiájú) foszfátgyök keletkezett tehát, amely az ADP-be belépve ATP-t ad.

Itt a glikolízis néhány közbeeső lépését nem részletezzük, így a második ATP keletkezésének mechanizmusát sem (l. Törő: Az élet alapjai, 92–93. old. Gondolat, 1966.).

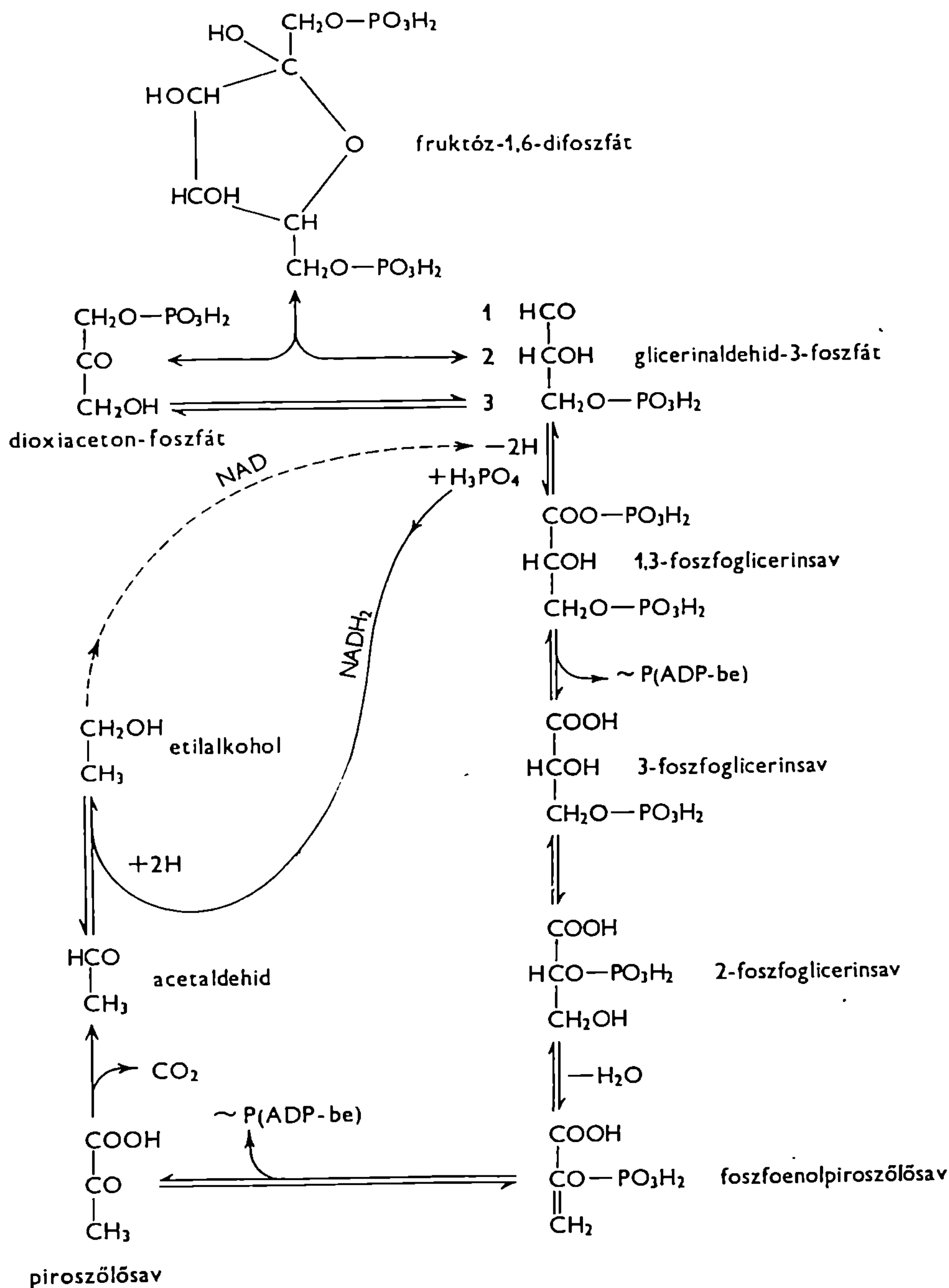
A folyamat egyik fontos részlete a *piroszőlősav* keletkezése, mert ettől kezdve a folyamatok többfélé ágazhatnak (290. ábra). A szeszes erjedésben a piroszőlősav egy enzim hatására széndioxidot veszít, így *acetaldehid* keletkezik. Ez veszi át a NAD szállította hidrogéneket egy specifikus enzim segítségével.

A szeszes erjedés ATP mérlege a következőképpen alakul. Beindulásához hexózonként szükséges 2 molekula ATP, keletkezik 2×2, azaz négy molekula ATP, a nyereség tehát minden hexózmolekula lebontásakor 2 ATP (ill. helyesebben 2 makroerg foszfátgyök).

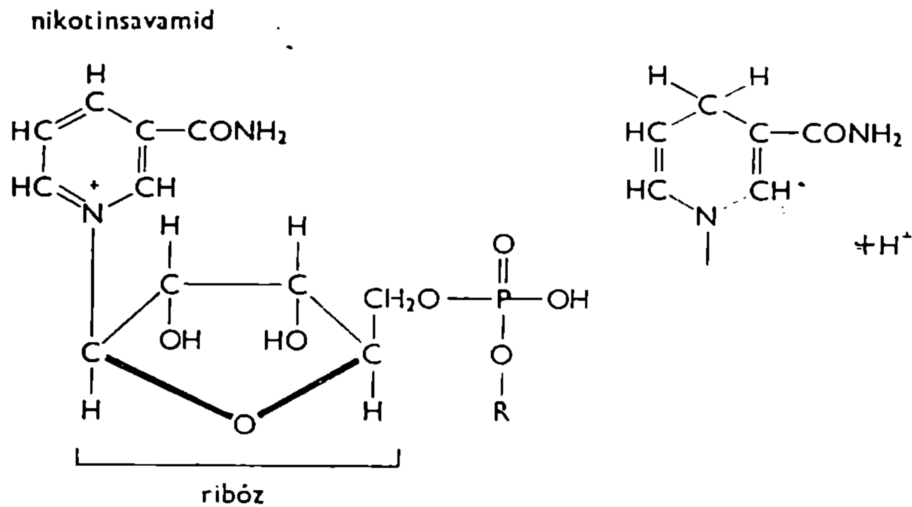
TEJSAVAS ERJEDÉSEK

A tejsavas erjedések szintén igen fontosak a gyakorlati életben. Elnevezésük onnan származik, hogy egyedüli vagy egyik végtermékük a *tejsav* ($CH_3CHOHCOOH$). A tejsavas erjedéseket két csoportra osztják: „homofermentatív” és „heterofermentatív” erjedésekre.

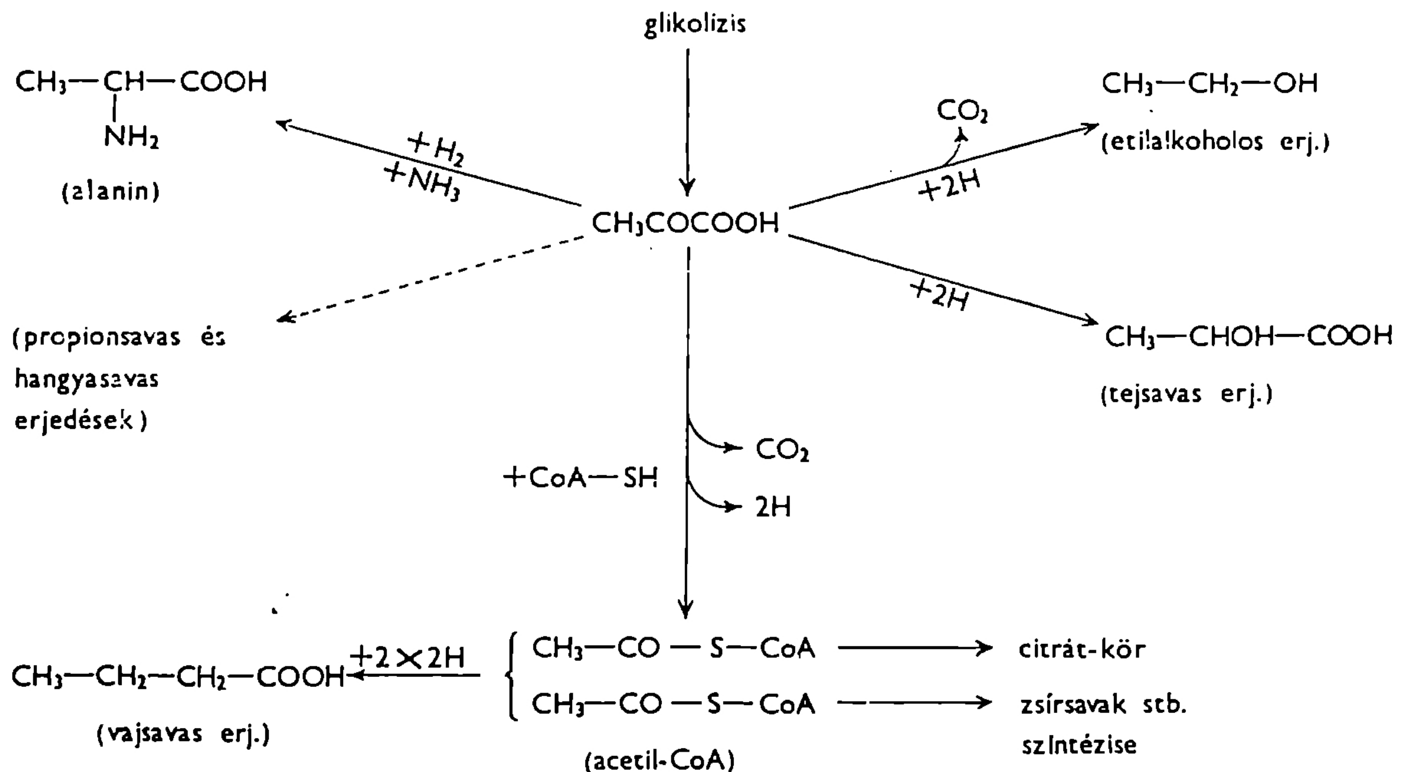
A *homofermentatív tejsavas erjedés* szubsztrátumai hexózok és hexózokra bomló összetett cukrok; egyedüli végterméke a tejsav. Gyakorlatilag különösen a tej homofermentatív erjedése fontos, amelyet egyes baktériumok, elsősorban a *Streptococcus lactis* és a *Lactobacillus* fajok hajtanak végre. Ilyenkor a tejsav a tejcukorból (egy glükózból és galaktózból álló diszacharidból) keletkezik. (Az élesztőgombák többsége a tejcukrot nem erjeszti.)



288. ábra. Az etilalkoholos erjedés (ill. a glikolízis) reakciói a fruktóz-1, 6-difoszfáttól kezdve (a reakciók visszafelé való lejátszódásához szükséges reakciópartnereket – ATP, H_3PO_4 stb. – az áttekinthetőség kedvéért elhagytuk)



289. ábra. A nikotinsavamid-adenin-dinukleotid szerkezete (R – adenilsav-gyök, l. a 285. ábrán; balról a koenzim oxidált, jobbról redukált alakja látható; redukció közben egy H-t teljesen megköt, a másiktól egy elektront von el, tehát H^+-ion is keletkezik)



290. ábra. **A piroszőlősav átalakulásának lehetőségei az alacsonyabb- és a magasabbrendű növényekben**

A tej megsavanyodása nem mindig kívánatos jelenség, bár a tejiparban, közelebbről az aludttej, a tejfel, a vaj, a túró és a sajt készítésében fontos szerepet játszik. A homofermentatív tejsavas erjedés is az EMP-úton játszódik le. Csak abban különbözik a szeszes erjedéstől, hogy a piroszőlősav CO_2 vesztés nélkül redukálódik, és így tejsav keletkezik (l. a 290. ábrát).

A *heterofermentatív tejsavas erjedés*ekben, amelyeket szintén bizonyos baktériumok idéznek elő, végtermékként tejsav mellett CO_2, ecetsav vagy más vegyületek is keletkeznek a szénhidrát-szubsztrátumokból, amelyek ötszénatomos cukrok (pentózok) is lehetnek.* Ezek az erjedések a homofermentatív erjedéssel együtt nagy szerepet játszanak a káposzta és az uborka savanyításában és a takarmányok silózásában. A silózás lényege, hogy az összevágott, nedvdús, erjeszthető cukrokat tartalmazó növényi anyagot zárt tartályban összepréselik, hogy a levegőt lehetőleg kiszorítsák belőle. Az anaerob körülmények között tejsavas erjedés indul meg, amely korlátozza a rothasztó baktériumok szaporodását. A felhalmozódó tejsav később a tejsavas baktériumok tevékenységét is meggátolja. A penészek szaporodását ugyanakkor az oxigénhiány akadályozza meg. A silózás jól megőrzi a biológiailag értékes vegyületeket, és jól emészthető terméket eredményez.

VAJSAVAS ERJEDÉS

A vajsavas erjedést (vagy inkább erjedéseket, mert ez is többféle változatban létezik) pálcika alakú, spórázó baktériumok idézik elő, amelyek képtelenek normális, aerób légzési folyamatra, sőt a levegő oxigénje életfolyamataikat meg is gátolja. Az ilyen szervezeteket *obligát anaeró*boknak nevezzük.

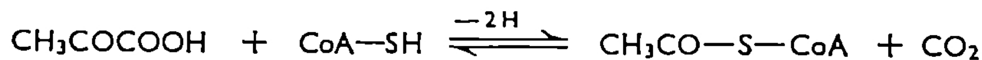
A tipikus vajsavas erjedés egyenlete, amelyet pl. a *Clostridium butyricum* idéz elő, a következő:



$$C_6H_{12}O_6 = CH_3CH_2CH_2COOH + 2\ CO_2 + 2\ H_2.$$

Az erjedési szubsztrátum tehát hexóz vagy hexózokból álló poliszacharid. Bár első látásra nem látszik valószínűnek, mégis ez az erjedés is a glikolízis vázlata szerint játszódik le. A vajsav nem közvetlenül keletkezik a szénhidrát-szubsztrátumból, hanem kétszénatomos vegyületek összekapcsolódása révén. Ezért a négyszénatomos vajsav háromszénatomos szubsztrátumokból, pl. glicerinből is létrejöhet. A piroszőlősavig a folyamat azonos a szeszes és a tejsavas erjedés reakcióival.

A további folyamatban igen nagy szerepet játszik a „koenzim-A" (CoA) nevű tiolgyököt tartalmazó vegyület, amelynek segítségével, bonyolult folyamatban a piroszőlősav átalakul acetil-CoA-vá, közben azonban széndioxidot és hidrogéneket veszít (290. ábra).



$$CH_3COCOOH + CoA{-}SH \xrightleftharpoons{-2H} CH_3CO{-}S{-}CoA + CO_2$$

A CoA-ra kötődött acetilgyökök igen reakcióképesek, mint azt majd később is fogjuk látni. A vajsavas erjedésben két acetil-CoA reakciójából először a következő vegyület keletkezik (természetesen CoA kilépése közben): CH_3COCH_2COCoA. Ez aztán redukcióval, ismét CoA kilépésével vajsavvá alakul.

Egyik-másik vajsavas baktérium, így a *Clostridium acetobutyricum* a keletkezett vajsavat

* Ennek az erjedésnek a mechanizmusát később, a 428. oldalon érintjük.

tovább tudja redukálni normál butilalkohollá ($CH_3CH_2CH_2CH_2OH$), és ugyanakkor még acetont is termel. Ezek a másodlagos átalakulások azonban csak akkor történnek meg, ha a közeg savas kémhatású, de pl. kalciumkarbonát jelenlétében – amely a vajsavat megköti – nem. E baktérium segítségével nagyiparilag lehet acetont és butilalkoholt gyártani.

A vajsavas baktériumok a növényi sejtfalak poliszacharidjait is el tudják bontani. A len és a kender áztatása ezek tevékenységén alapul. E rostnövények összekötözött szárait kis tavakba (len-, ill. kenderáztatókba) helyezik. Különböző egyéb mikroorganizmusok hamarosan elhasználják a vízben levő oxigént, és így megteremtik a vajsavas baktériumok létfeltételeit, amelyek aztán elsősorban a parenchimatikus szövetek sejtfalainak a pektinjét bontják le. A kévék megszárítása után a rostokról könnyen le lehet dörzsölni a macerálódott szövetek maradványait.

A MAGASABBRENDŰ NÖVÉNYEK ANAERÓB LÉGZÉSE ÉS ANNAK KAPCSOLÓDÁSA AZ AERÓB FOLYAMATOKHOZ

A magasabbrendű növények minden szövete képes CO_2-ot termelni és szubsztrátumot bontani O_2 hiányában is. Ezt a folyamatot nevezzük *anaerob légzés*nek. A legtöbb növényben ilyenkor a széndioxid mellett etilalkohol is keletkezik; nemritkán e két vegyület molekuláinak aránya éppen úgy 1, mint a szeszes erjedésben. Igen gyakoriak azonban az eltérések ettől az aránytól, sőt az is előfordul – erre példa lehet a burgonyagumó –, hogy az anaerob légzésben etilalkohol nem is keletkezik. Sok esetben viszont tejsavat is ki lehet mutatni mint egyik végterméket.

Számos érv szól amellett, hogy a magasabbrendű növények anaerób légzése is az EMP-séma szerint játszódik le, noha a végtermékek arányának a szeszes (vagy tejsavas) erjedések egyenletétől való eltéréseit nem értjük világosan.

A különböző szövetek eltérő módon reagálnak a légköri oxigéntartalom csökkenésére. Vannak olyanok, mint pl. az osztódó szövetek és az érőben levő húsos termések, amelyek különösen nagy hajlandóságot mutatnak arra, hogy anaerób légzést, azaz erjedést végezzenek. E szövetek gyakorta még normális levegőben is erjesztenek. Ennek folytán egyes érett termésekben jelentős mennyiségű etilalkohol található. Az érés megindulása előtt viszont a termések gyakran igen alacsony oxigén-koncentráció mellett sem erjesztenek.

Már a múlt század végén felvetődött az a kérdés, hogy mi az élettani jelentősége a növények anaerób légzésének. A rizs víz alatt, teljesen anaerób viszonyok között is ki tud csírázni, mert növekedésében hasznosítani tudja az anaerób légzés termelte csekély mennyiségű energiát. Minthogy a rizs vízinövény, számára az anaerób légzés hasznos alkalmazkodás. Ugyanezt nem lehet elmondani a növények többségéről. Az összes növény levelei képesek anaerób légzésre, noha oxigénhiányos körülmények közé – természetes viszonyok között – sohasem kerülnek. Érthető, hogy már a múlt században felmerült az a gondolat, hogy az anaerób légzés voltaképpen a teljesen oxigén jelenlétében lefolyó légzés bevezető szakasza, amely anaerób viszonyok között is le tud játszódni. Eleinte azt gondolták, hogy a növények aerób légzése az anaerób szakasz termelte etilalkoholt hasznosítja. Később azonban kiderült, hogy az anaerób és az aerób légzés menete csak a piroszőlősavig azonos. Az utóbbi esetén a piroszőlősav zöme egy igen érdekes körfolyamatban bomlik le, ame-

lyet felfedezőitől *Szent-Györgyi–Krebs-ciklus*nak is szokás nevezni. Mi azonban a rövidség céljából *citrát-kör*nek fogjuk írni. Ez utóbbi név onnan származik, hogy a citrát (citromsav) egyik fontos közbeeső terméke e folyamatnak.

A CITRÁT-KÖR A NÖVÉNYEKBEN

A citrát-kör reakcióiba való bekapcsolódás előtt a piroszőlősav CoA-hoz kapcsolt aktív acetilgyökké (acetil-CoA-vá) alakul, teljesen úgy, miként az a vajsavas erjedésben is történik (l. 421. old.). Acetil-CoA azonban nemcsak a piroszőlősavból (azaz szénhidrátokból) keletkezhet, hanem – mint később látni fogjuk – zsírsavakból is. Így tehát a légzési szubsztrátum két legfontosabb csoportja részben azonos úton bomlik le, ami ismét aláhúzza azt, amit előzőleg a szervezet biokémiai mechanizmusának gazdaságosságáról mondottunk (l. 417. old.).

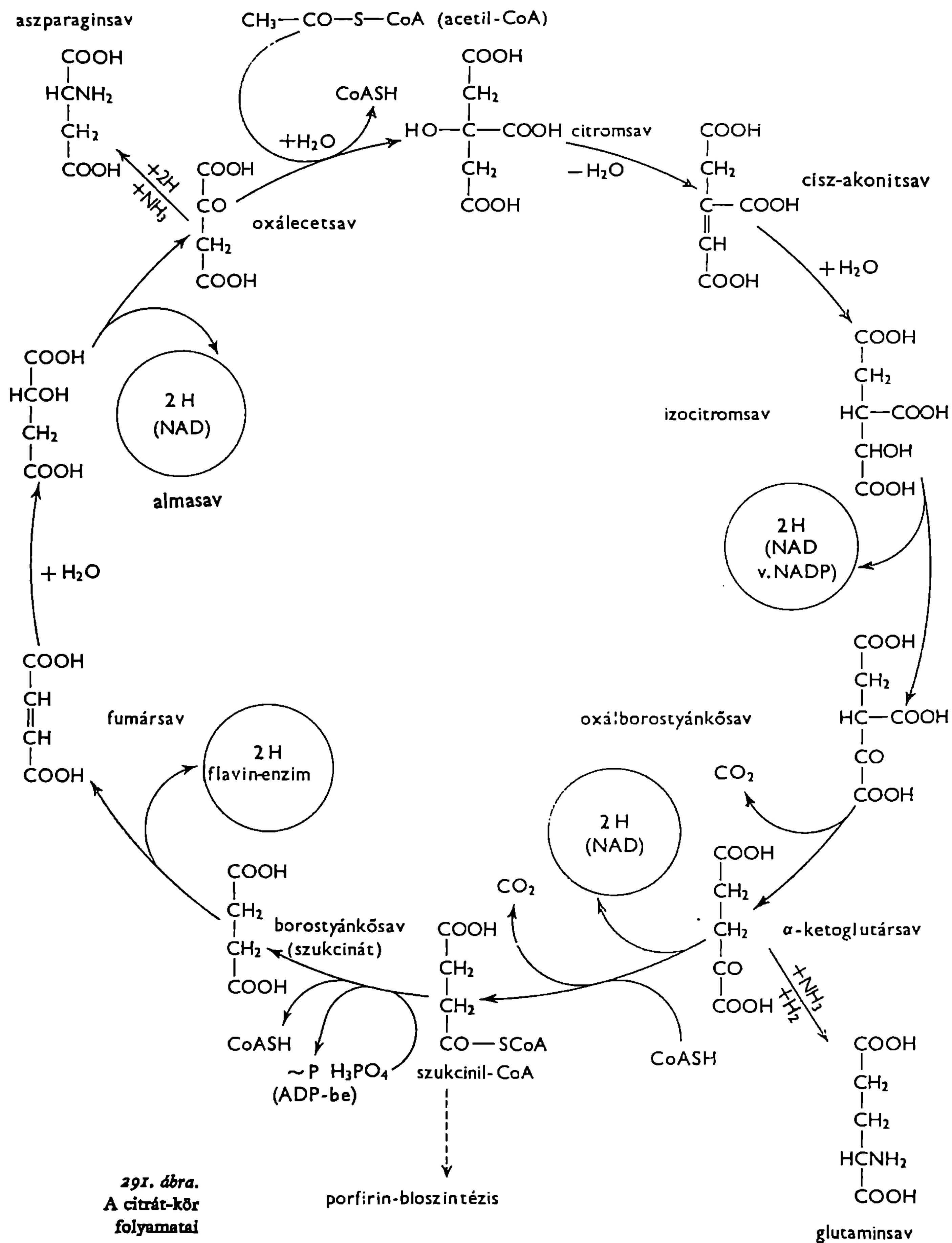
Az acetil-CoA lebontását a citrát-körben a 291. ábra mutatja. Az első lépés az acetilcsoport kapcsolódása oxálecetsavhoz, amikor is citromsav keletkezik. Ez aztán fokozatosan ismét oxálecetsavvá alakul, kétszeri széndioxidvesztés, négyszeri hidrogén-(egyszerre 2–2 H) leadás útján. Három esetben a dehidrogenálás NAD (illetőleg egy foszfátgyökkel többet tartalmazó NADP, nikotinsavamid-adenindinukleotidfoszfát) segítségével történik, hasonlóan, mint a glikolízisben. A hidrogénpárok tehát a koenzimekre kerülnek. A borostyánkősavnak fumársavvá való dehidrogenálását azonban egy „flavin-enzim" végzi, amelynek H-felvevő csoportja kötve van, és riboflavint (B_2-vitamint) tartalmaz. A B_2-vitaminnal működő dehidrogenáz-enzimeket flavin-enzimeknek nevezik.

Érdemes megfigyelni, hogy ahol a citrát-körben oxigén belépése történik (ti. az almasavnak fumársavból való keletkezésekor), az a vízből és nem a levegőből származik. Megjegyzendő még, hogy a ketoglutársavnak borostyánkősavvá való alakulásakor makroerg foszfát is keletkezik egy igen bonyolult folyamatban.

A citrát-kört egyébként nem növényi szervezetekben fedezték fel, azonban kétségtelenül igazolva van, hogy megvan a magasabbrendű növényekben, de az alacsonyabbrendűek túlnyomó részében is. A körfolyamatban szereplő savak mind megtalálhatók a növényvilágban, sőt közülük egyesek, mint pl. a citromsav vagy az almasav, gyakran nagy menynyiségben halmozódnak fel. Ez persze egyedül nem kielégítő bizonyíték a citrát-kör megléte mellett, mert halmozódni gyakran olyan anyagok szoktak, amelyek az anyagcserének mintegy zsákutcáját jelentik, és többé-kevésbé kikapcsolódnak a további átalakulásokból. (Erre az állításra érveket a „szekunder anyagok"-kal foglalkozó fejezetben lehet találni, l. 432. old.). Ám a citrát-kör fontos szerepe mellett más bizonyítékok is vannak. Reakciói ugyanis a mitochondriumok belsejében játszódnak le (ellentétben a glikolízissel, amely viszont a citoplazma alapállományában folyik). Mármost számos növényi szervből a differenciális centrifugálás módszerével (l. 32. old.) tiszta frakcióként lehet kinyerni a mitochondriumokat, és igazolni lehet, hogy azok kémcsőben is végrehajtják a citrát-kör összes reakcióit.

Mielőtt a citrát-körből származó hidrogénpárok további sorsával foglalkoznánk, meg kell emlékeznünk arról, hogy a citrát-kör az aminosavak szintézisében is fontos szerepet játszik. Az α-ketoglutársav és az oxálecetsav – ammónia belépése és redukciója útján – aminosavvá tud alakulni, éppúgy, mint a piroszőlősav is.

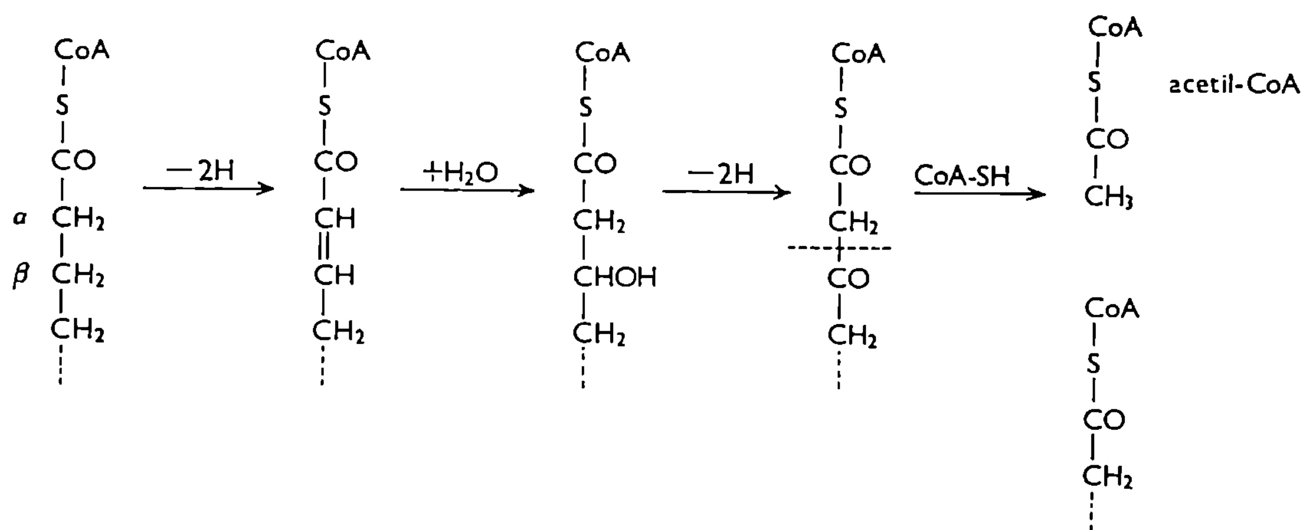
Egy igen fontos vegyületcsoportnak, a *porfirin*eknek a bioszintézise a citrát-kör egyik közbeeső termékéből, a szukcinil-CoA-ból és a glicin nevű aminosavból (CH_2NH_2COOH) indul ki. Porfirinvázas vegyület pl. a később említendő citokróm-enzimek hatócsoportja, valamint a klorofill.



291. ábra.
A citrát-kör folyamatai

A ZSÍRSAVAK LEBONTÁSA

A semleges zsírok köztudottan glicerinnek és hosszú szénhidrogénláncot tartalmazó szerves savaknak az észterei. Lebontásuk első lépése hidrolízisük, amely a lipáz nevű enzim hatására történik. A glicerin, amely kémiailag közel áll a szénhidrátokhoz (pl. a glicerinaldehidhez), a glikolízis folyamataiba kapcsolódik be. A szabad zsírsavak pedig főként az ún. β-oxidáció folyamatában bomlanak le, amely a mitochondriumokban van lokalizálva. A β-oxidáció jelenségét szintén állati szövetekben fedezték fel, később azonban megállapították, hogy a magasabbrendű növényekre, a baktériumokra – és valószínűleg a gombákra is – jellemző. E bonyolult folyamat első lépése, amelyet itt szintén nem részletezhetünk, az ATP energiája segítségével folyik le, és eredményeképpen a zsírsav a CoA tiol-gyökéhez kötődik. A CoA-hoz kapcsolt zsírsav a következő reakciókon megy át:



Az első dehidrogenálás egy flavin-enzim, a második a NAD és egy specifikus dehidrogenáz hatására történik. Figyelemre méltó, hogy a láncba belépő oxigén itt is a vízből származik. A folyamat eredményeként a zsírsav megrövidül két szénatommal, és acetil-CoA is keletkezik. Ez közvetlenül elbomolhat a citrát-körben, de mint reakcióképes vegyület, szintézisekben is felhasználható. Keletkezhet pl. belőle – bonyolult folyamatban – szénhidrát is, mint az a magvak csírázása során rendszeresen történni szokott. Fontos dolog, hogy a zsírsavak oxidációja is, éppúgy mint a citrát-kör reakciói, arra vezet, hogy reakcióképes hidrogén halmozódik fel a koenzimeken (NAD, NADP) és a flavin-enzimeken.

A TERMINÁLIS OXIDÁCIÓ

A hidrogénszállító koenzimeken (NAD, NADP) és a flavin-enzimeken összegyűlt hidrogén a terminális (vég-) oxidáció folyamatában jut el a levegő oxigénjére és víz keletkezik.

A növényekben a terminális oxidációnak többféle formája létezik. A legfontosabb azonban az a típusa, amely a „citokróm-rendszer” segítségével folyik le, mégpedig a mito-

chondriumokban, hasonlóan, mint az ember vagy állatok szervezetében. Lássuk ennek az igen jelentős folyamatnak a lényegét igen leegyszerűsített formában.

Ha a hidrogén a koenzimeken van, azokról H-átvivő flavin-enzimekre kerül. Ha már eredetileg is flavin-enzim vette fel a hidrogént, ez a lépés elmarad. A flavin-enzimekről való továbbjutása közben a hidrogén felbomlik hidrogén-ionra (H+) és elektronra. A H+-ion a vizes közegbe kerül és ott diffúzióval vándorol az oxigén irányába, az elektron viszont a citokróm-rendszeren végighaladva jut el az oxigénig. A citokrómok vastartalmú enzimek, amelyek (rendszerint három) meghatározott sorrendben vannak egymás mellett rögzülve a mitochondrium hártyáiban. Tételezzük fel, hogy az első citokróm vasa ferri-állapotban van, tehát három szabad pozitív töltéssel rendelkezik a folyamat elején. Elektron felvétele után a szabad töltések száma kettőre csökken. Ha az elektron a második citokrómra ugrik át, az első ismét visszanyeri három pozitív töltését. Így tehát az elektronok a citokrómokon mint valami vezetőn haladnak végig, míg a „citokrómoxidáz" nevű enzimre nem kerülnek. Ez az elektronokat az oxigénnek adja át. Az így keletkezett negatív töltésű oxigén-ion a vizes közegből H+-ionokat vonz magához. Így jön létre a víz.

A valóságban persze ez a folyamat sokkal bonyolultabb. Bonyolítja a dolgot az a tény, hogy az elektronok vándorlása közben, ill. következtében makroerg foszfátgyökök is keletkeznek. Ha az elektronok a NAD-ról vagy a NADP-ről kerülnek az oxigénre, akkor három, ha a flavin-enzimről, akkor két lépésben történik akkora szabadenergia-csökkenés, hogy ATP szintézise lehetséges. E részleteiben még tisztázatlan folyamat neve „légzéslánc foszforilálás". Ez utóbbinak és a citrát-körben történő makroerg foszfát termelésnek *„oxidatív foszforilálás"* a közös neve, megkülönböztetésül a glikolízis anaerób úton történő makroerg foszfát produkciójától.

A *légzéslánc-foszforilálás* igen fontos folyamat. Egy pár elektronnak a végigvándorlása – terminális oxidáló rendszeren – a NAD-tól a citokrómoxidázig: maximálisan három makroerg foszfátgyököt eredményez. Egy itt nem részletezhető számítás azt adja, hogy egy hexóznak vízzé és széndioxiddá való oxidálása a legkedvezőbb esetben 32 makroerg foszfátgyök keletkezésére vezet, amelyből kettő a glikolízisből, szintén kettő a citrát-körből származik, a többi a légzéslánc-foszforilálás terméke.

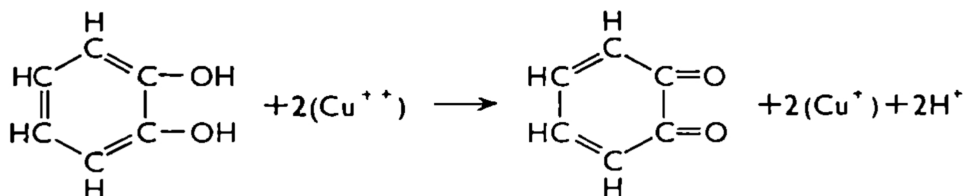
A terminális oxidáció teljes intenzitással csak akkor folyhat, ha a keletkezett makroerg foszfátgyökök azonnal át tudnak lépni az ADP-be, amikor is ATP jön létre. Ha ez nem történik meg, – a felhalmozódó közbeeső termékek a légzési folyamatot lelassítják. Ily módon a légzés erőssége a sejt energiaszükségletéhez igazodik. Ha a bioszintézisek tempója gyors, akkor sok ATP fogy, és így sok ADP áll rendelkezésre a makroerg foszfátgyökök átvételére és fordítva.

Ha a mitochondrium normális szerkezete elváltozik – megszűnik az elektronvándorlásnak és a makroerg foszfát termelésének ez az egymással való kapcsolódása; a terminális oxidáció nem termel többé ATP-t, hanem ahelyett is hő szabadul fel. A növényekben természetes körülmények között, pl. a termések érésének utolsó szakaszában történik meg a mitochondriumoknak ez a degenerációja.

EGYÉB TERMINÁLIS OXIDÁLÓ RENDSZEREK

Az állati szövetek légzésének befejező szakaszában csak a citokróm-rendszer játszik lényeges szerepet. A növényekben azonban más olyan enzimrendszerek is találhatók, amelyek képesek a szubsztrátumokból származó hidrogéneket a levegő oxigénjével egyesíteni. Egyik-másik objektumban több ilyen rendszer is van egymás mellett.

Gyakori esetben a hidrogén (mindig kettő együtt) a flavin-enzimekről közvetlenül jut a levegő oxigénjére, és eközben hidrogénperoxid (H_2O_2) keletkezik. Ez a kataláz-enzim segítségével elbomolhat vízre és oxigénre, a $2\,H_2O_2 = 2\,H_2O + O_2$ egyenlet szerint. Egy másik lehetőség, hogy a „peroxidáz" katalizálta reakcióban maga is H-akceptorként szerepel, amikor ismét víz keletkezik. Mindkét enzim vas- és porfirintartalmú, és általánosan elterjedt a növényekben. Élettani jelentőségük azonban tisztázatlan, éppúgy, mint a réztartalmú fenoloxidázoké is. Az utóbbiak (többek között) az o-difenolokat tudják kinonná oxidálni, a következő vázlat szerint:



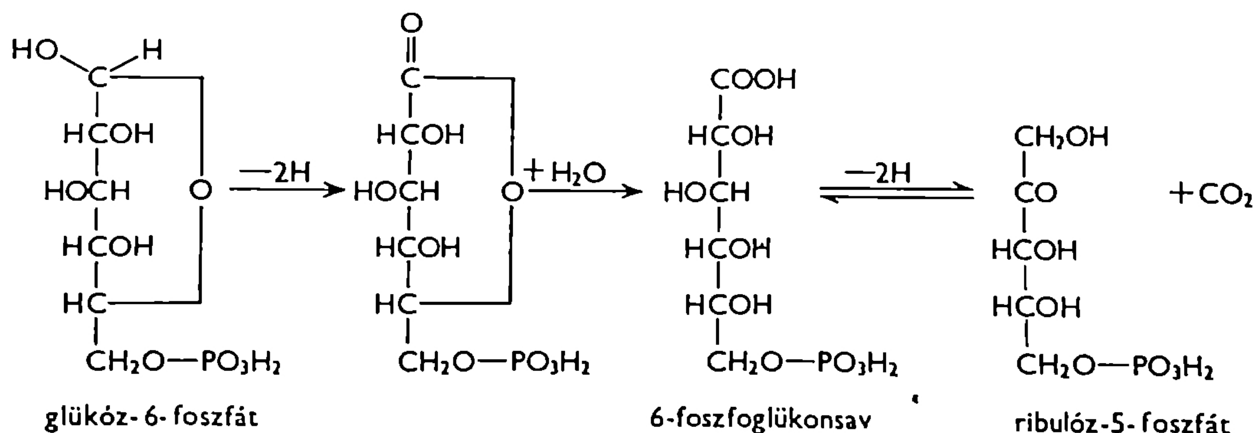

$$2(Cu^{+}) + 2H^{+} + \tfrac{1}{2}O_2 = 2(Cu^{++}) + H_2O$$

A kinon ismét redukálódhat, tehát H-átvivő szerepét töltheti be. A réz elektronátvivőként működik, ugyanúgy, mint a vas a citokrómokban. Hasonlóan működő, elterjedt réztartalmú enzim az aszkorbinsav-oxidáz, amely az aszkorbinsavat (a C-vitamint) oxidálja két hidrogénnel kevesebbet tartalmazó termékké. Élettani szerepe ennek sem világos.

Mai ismereteink szerint oxidatív foszforilálásban csak a citokróm-rendszer tud részt venni. Ez is aláhúzza kivételes fontosságát, noha vannak olyan állítások, hogy egyes szervekből, pl. az egyhetes vagy annál idősebb árpagyökérből, a búzalevélből hiányzik.

A HEXÓZMONOFOSZFÁT-ÚT

A hat- és ötszénatomos cukrok lebontásának a növényekben (alacsonyabb- és magasabbrendűekben egyaránt) van egy az eddig leírttól teljesen eltérő módja is, amelyet *hexózmonofoszfát-(pentózfoszfát)*-útnak vagy „sönt"-nek neveznek. A sönt *(shunt)* angol szó; eredetileg a fizikában volt használatos „rövidre zárás" értelemben. E kifejezés itt arra céloz, hogy a cukrok a bonyolultabb, hosszabb út helyett egyszerűbben bomlanak le. E reakciósor a glükóz-6-foszfátból indul ki, kétszeri dehidrogenálás (NADP segítségével) közben vízfelvétel, végül CO_2-vesztés útján pentózfoszfát keletkezik:



A ribulóz-5-foszfát szénatomjai egy bonyolult körfolyamatban gyökátviteli reakciókkal úgy csoportosulnak át, hogy ismét glükóz-6-foszfát keletkezik. Természetesen minden ilyen ciklusban elvész, széndioxiddá alakul a glükóz egyhatoda. Ilyenképpen a glükóz, a pentózok, valamint az összes közbeeső termékként is szereplő cukrok CO_2-dá és a NADP-n megkötött hidrogénné bomolhatnak le. A hexóz-monofoszfát-út kvantitatív jelentőségét a légzési széndioxid-termelésben — módszertani okokból — nehéz megállapítani. Fontossága valószínűleg főleg abban áll, hogy a nukleinsavak, valamint a nukleotidok (ATP, NAD, NADP stb.) felépítéséhez szükséges ötszénatomos cukrok, valamint az aromás vegyületek szintézisében felhasználódó négyszénatomos cukrok is így keletkeznek. A NADP megkötötte hidrogének redukciós folyamatokban vehetnek részt.

Megjegyezzük még, hogy a heterofermentatív tejsavas erjedés (l. 421. old.) is e séma szerint indul, azonban a pentózfoszfát 3:2 arányban elhasad. A háromszénatomos darabból (glicerinaldehid-3-foszfát) az EMP úton tejsav keletkezik, a kétszénatomos darab ecetsavvá vagy etilalkohollá alakul.

A LÉGZÉS ERŐSSÉGÉRE HATÓ TÉNYEZŐK

A növényi szervek légzésének erősségét leginkább az 1 óra vagy 24 óra alatt termelt CO_2 mennyiségével szokták jellemezni, amit 1 g szárazanyagra vonatkoztatnak. A 17. táblázat mutat néhány ilyen adatot. Látható, hogy a növényi szervezetek közül kitűnnek légzésük erősségével a növekedőben levő gombamicéliumok (valamint a szaporodóban levő baktériumok). E mikroszervezetek növekedése és szaporodása kedvező viszonyok között igen gyors, anyagcseréjük ennek megfelelően igen élénk.

A magasabbrendű növények szervei közül a gyors anyagcseréjű levelek és az erősen növekedő részek mutatják a legerősebb légzést, így a csírázó magvak, a gyökércsúcsok (ill. általában a tenyészőcsúcsok), nyílóban levő virágok stb. A virágokban különösen a porzók és a termő légzése szokott erős lenni, míg a virágtakaróé rendszerint gyengébb. A kontyvirágfélék torzsavirágzatának légzése a virágzás kezdetén — néhány órára — a megelőző értéknek 25—30-szorosára emelkedik, úgyhogy a virág zárt leplén belül a hőmérséklet 15—30 C°-al magasabbá válik, mint a külvilágban. Ez a rendkívül erős légzés azonban különleges mechanizmussal történik. A másik végletet a nyugvó szervek jelentik. Említettük már (l. 411. old.), hogy a száraz magvak életképességének fennmaradásához légzésre nincs szükség. De igen alacsony a nyugalomban levő burgonyagumó és az áttelelő rügyek légzése is.

Nagy eltéréseket találunk a légzés intenzitásában akkor is, ha azt az életkor függvényében vizsgáljuk. A táblázatból látható, hogy az Aspergillus-micélium légzése negyednapos korában már jelentősen gyengül. A magasabbrendű növények esetében az ilyen összehasonlítás részben különféle szövetek közötti összevetést is jelent. A legerősebben lélegzenek az osztódó szövetek, így a kambium és a tenyészőcsúcsok. A légzés gyengül, amikor az osztódás szakaszát a megnyúlási időszak váltja fel. (Ha azonban a megnyúlás mértékét serkentjük, vagy azt megszűnte után újból megindítjuk — pl. mesterséges hormonkezeléssel —, akkor a légzés az előző állapothoz viszonyítva fokozódik.) A végleges méret elérése, a szövetek állandósulása után a szerv légzése még alacsonyabb lesz (l. a 18. táblázatot).

Meg kell azonban mondani, hogy ez a táblázat bizonyos szempontból torzít. A levelek megnyúlása és öregedése során ugyanis megnövekszik bennük a biokémiailag többé-ke-

vésbé inaktív sejtfalanyagok, raktározott tápanyagok, exkrétumok, valamint a vakuólumban tárolt víz mennyisége. Ha a mérési adatokat a fehérjetartalom egységére vonatkoztatnánk — a csökkenés aránya sokkal kisebbnek adódnék. De az öregedő protoplazma légzési tevékenysége mindenképpen gyengébb, mint a fiatalé.

A légzésnek ezt az életkorral együttjáró gyengülését azonban a legkésőbbi életszakaszban gyakran váltja fel erősbödés. Így pl. a leveleknek az őszi lombhullás előtti sárgulása, valamint a termések egy részének érése a légzés fokozódásával jár együtt. Az alma, a körte, a banán érése alatt a légzés erősödik, ugyanakkor tartalék-poliszacharidjaik cukrokká alakulnak, savtartalmuk részben lebomlik, de jelentős fehérjeszintézis is lejátszódik bennük. Ekkor alakul ki az érett termésre jellemző szín és zamat. A szőlő, a narancs és a citrom érése közben azonban a légzés nem fokozódik.

Ma még nincs kellően tisztázva, mi az oka a légzéserősség, ill. az anyagcsere-tevékenység életkori változásainak. Eltekintve az éhezés eseteitől (mint pl. amikor egy növényt sötétben tartunk), a fotoszintetizáló növények bőven el vannak látva szénhidrátokkal. Ezért nem valószínű, hogy a légzési szubsztrátumok mennyisége határozná meg a légzés erősségét. Valószínűleg fontosabb a makroerg foszfátok akceptoraként szolgáló ADP (l. 413. old.) koncentrációjának a szabályozó szerepe. Igazolták, hogy úgynevezett *„szétkapcsoló" anyagok* (pl. 2,4-dinitrofenol) hatására, amelynek jelenlétében a légzési elektronvándorlás makroerg foszfát termelése nélkül játszódik le, tehát csökken az ATP- és nő az ADP-szint, a gyengén légző szervek légzése általában fokozódik, az eleve erős anyagcseréjű szerveké azonban nem.

Az anyagcsere erősségének szabályozásában ezenkívül valószínűleg nagy szerepet játszik a citoplazma és a citoplazmaorganellumok határhártyáinak az átjárhatósága a légzési szubsztrátumok és a légzés közbenső termékei számára.

17. táblázat

NÖVÉNYI TESTRÉSZEK LÉGZÉSÉNEK ERŐSSÉGE 15—20 C° HŐMÉRSÉKLETEN

Objektum	Légzés erőssége
Búzalevelek	138,7
Hársfalevelek	92,4
Búza fiatal gyökerei	53,4
Zab fiatal gyökerei	31,0
Orgona nyugvó rügyei	11,6
Hársfa nyugvó rügyei	7,3
Csírázó mustármagvak	58,3
Csírázó napraforgómagvak	43,7
Cukorrépa-gyökerek	6,7
Citromtermések	12,4
Burgonyagumó	2,45
Aspergillus niger (penészgomba) 2 napos tenyészete	3432
Aspergillus 3 napos tenyészete	1337
Aspergillus 4 napos tenyészete	541

(CO_2-termelésben mg-ban, 1 g szárazanyagra vonatkoztatva, 24 óra alatt)

18. táblázat

A NAPRAFORGÓ LEVELÉNEK LÉGZÉSE KÜLÖNBÖZŐ KORÁBAN

Kor napokban	Légzési intenzitás (mg CO_2/kg nyers súly/óra)
22	300
36	81
50	46
64	59
99	25
133	—

Végső fokon azonban mindezek a tényezők nyilvánvalóan a növény hormonrendszerének ellenőrzése alatt állanak.

A belső tényezők között említjük meg a protoplazma-kolloidok duzzadtsági fokának a hatásait a légzés erősségére. A magvak légzése annál gyengébb, minél kevesebb vizet tartalmaznak, és megfordítva. Ez a jelenség fontos a magvak biztonságos tárolása szempontjából. Ha pl. a tárolt gabona víztartalma a 14—15%-ot meghaladja, már fennáll a befülledés veszélye. A légzési tevékenység ugyanis hőt és vizet termel, s e két tényező további légzésfokozódást eredményez: a légzés mintegy önmagát erősítve fokozódik (pozitív visszacsatolás!). A befülledésben szerepet játszanak azonban a mikroorganizmusok és az állati kártevők is, mert ezek légzése is vizet és hőt termel.

A csírázást minden esetben a száraz mag megduzzadása előzi meg. A légzés erőssége ilyenkor már a növekedés megkezdődése előtt több százszorosra fokozódhat.

A magvak légzése tehát — ha nem is egyenesen — arányos a víztartalmukkal. A levelek légzése azonban ezzel ellentétes módon, vízvesztés hatására fokozódhat. Ez a jelenség azonban már átvezet bennünket a következő címszóhoz.

INGERLÉS ÉS KÁROSODÁSOK HATÁSA A LÉGZÉS ERŐSSÉGÉRE

Mechanikai ingerlés (nyomás, hajlítás, rázás) a különböző növényi szervek légzésének erős növekedését és hőmérsékletük kisfokú emelkedését idézheti elő akkor is, ha közben sérülés nem történik. A légzés fokozódása, amelynek mértéke a 100%-ot is meghaladhatja, 2—3 nap alatt fokozatosan szűnik meg. Amíg az eredeti légzési intenzitás helyre nem állott, addig az ingerelt szerv legfeljebb csökkent mértékben érzékeny újabb ingerlésre.

Mechanikai sérülések — vágás, zúzás — szintén a légzés fokozódását eredményezik a növényi szervekben. Ez a hatás azonban csak részben alapul azon, hogy a seben keresztül az oxigén befelé és a széndioxid kifelé való diffúziója könnyebbé válik, mert a sérülés nyilvánvalóan ingerként is hat. Alacsony és magas hőmérséklet, vízvesztés, sugárzás okozta károsodások gyakran járnak együtt a légzés fokozódásával. Ugyanezt lehet észlelni növénypatogén mikroorganizmusoknak a szövetbe hatolásakor is. Ilyen esetekben a megtámadott gazdanövény anyagcseréje gyakran olyan módon változik meg, hogy a parazitára nézve mérgező anyagok keletkeznek. E folyamatban a már említett fenoloxidáz-enzimek (l. 427. old.) valószínűleg nagy szerepet játszanak.

A HŐMÉRSÉKLET HATÁSA A LÉGZÉS ERŐSSÉGÉRE

A hőmérséklet minden életfolyamat intenzitását befolyásolja, így a légzését is. A nem fagytűrő növényi részek légzése néhány fokkal 0 C° alatt megszűnik e részek pusztulása miatt, de a fenyőtűk, a télálló rügyek még —25 C°-on is mutatnak némi gázcserét. 0 és 30 C° között a hőmérsékletnek minden 10 fokos emelése a légzés erősségét kétszer-háromszor növeli. Arra vonatkozólag, hogy melyik az az „optimális" hőfok, amelyen a légzés a legerősebben folyik, magasabbrendű növényeken igen kevés kísérletet végeztek, aminek technikai nehézségek az okai. A hőmérséklet növelésének ugyanis kétféle hatása van a légzés (és bármely más életfolyamat) erősségére. Egyrészt fokozza a biokémiai reakciók sebességét, másrészt azonban károsítja a fehérjéket és a protoplazma szerkezetét. A légzés

hőmérsékleti optimuma tehát két ellenkező irányú hatás eredője. A hőmérséklet károsító volta, különösen viszonylag alacsony hőfokon (pl. közvetlenül 30 C° fölött) csak hosszabb idő alatt érvényesül. Ezért az optimális hőmérséklet helyes megállapítása csak hosszas kísérletben lehetséges. A magasabbrendű növényekre nézve — a rendelkezésre álló, kevés adat szerint — ez az optimum 30 C° körül lehet.

Ugyanilyen okokból nehéz megállapítani a légzés felső hőmérsékleti határát. A magasabbrendű növények esetében ez 45—55 C° között lehet. A mikroorganizmusokkal más a helyzet. A kékmoszatok közül pl. egyesek 90 C° körüli meleg forrásokban élnek, tehát lélegzenek is.

A LÉGKÖRI OXIGÉN ÉS SZÉNDIOXID KONCENTRÁCIÓJÁNAK HATÁSAI

Az anaerób légzésnek a légköri oxigén-koncentrációtól való függéséről már szóltunk (l. 422. old.), erre tehát nem térünk vissza.

Az O_2-koncentráció hatása a légzés erősségére a növény fajától, a szervtől és annak korától eltérő lehet. A burgonyagumó légzésének intenzitása gyakorlatilag azonos 6% és 98,6% légköri oxigéntartalomnál is. Ezzel szemben a sárgarépa gyökerének légzése az O_2-koncentráció függvényében emelkedik, és a legnagyobb intenzitást tiszta O_2-légkörben éri el. Egyik-másik növény (pl. az alma) tiszta O_2 hatására károsodik és elpusztul.

A légkör CO_2-tartalmának jelentős növekedése a légzés erősségének és a légzési hányados értékének csökkenését idézi elő. Egyes magvak nyugalmának az az oka, hogy a maghéj a gázok számára átjárhatatlan. A magban felhalmozódó CO_2 az anyagcsere-folyamatokat mintegy lefékezi. Érdemes megemlíteni, hogy az ilyen, ún. „kemény" magvak életképessége általában igen hosszú ideig megmarad.

A talajlevegő összetétele erősen eltérhet a szabad légkörétől. Nedves, erősen kötött talajban, nagyobb mélységben a CO_2 16—17%-ra is felszaporodhat, az O_2-tartalom pedig néhány %-ra vagy nullára csökkenhet. Az ilyen körülmények feltétlenül a légzés gátlását idézik elő.

MÁSODLAGOS NÖVÉNYI ANYAGOK

A növények anyagcseréjük és életfolyamataik során számos, sokszor csupán a növényvilágra jellemző, sajátságos vegyületet hoznak létre. Ezek a gyakran speciális növényi anyagok: *alkaloidák*, *glikozidok*, *cserzőanyagok*, *illó olajok* stb. a növényi anyagcsere folyamán, de nem közvetlen eredményeképpen keletkeznek. Rendszerint visszavezethetők valamilyen korábbi anyagcsere-termékre, amelyből másodlagosan, nem az alapanyagcserefolyamat részeként alakulnak ki. Ezért nevezik a fentebb említett növényi anyagokat másodlagosoknak.

A kifejezés nem teljesen megfelelő, mert magában foglalja azt a fogalmat is, hogy kevésbé fontos, vagyis mellékes. Ebben az esetben arra gondolhatnánk, hogy itt csupán olyan anyagokról van szó, amelyek a növényi anyagcsere során mint ballasztok, szükségtelen salakanyagok halmozódnak fel. Kétségtelen, hogy a növényvilágban megfigyelhető az anyagcsere folyamán egyes anyagok irreverzibilis kiválása és felhalmozódása, de más esetekben azt is tapasztalhatjuk — újabban egyre több vegyület esetén —, hogy a ballasztnak gondolt anyagok, a kiválasztási termékek idővel ismét visszalépnek az anyagcserébe, és fokozatosan visszaalakulnak a főanyagcserében szereplő, egyszerűbb vagy elsődleges vegyületekké. Például a nikotin alkaloid visszaépülhet a fehérjékbe (*Iljin*). Ezért a másodlagos, ill. „másodrendű" kifejezés használata nem a legsikeresebb (jobb híján azonban ez a kifejezés vált általánosan elfogadottá).

A másodlagos vegyületek bioszintézisének és metabolizmusának (anyagcseréjének) vizsgálata sok nehézséget rejt magában. Amíg az elsődleges vegyületek tanulmányozásához elegendő a főanyagcsere folyamatainak ismerete, addig a másodlagos vegyületek vizsgálatához ezen túlmenően fel kell tárni kapcsolatukat az alapanyagcseréhez, valamint a kérdéses vegyület metabolizmusát, amit sokszor más, bonyolultabb folyamatok elfednek, esetleg a sejtekben és szövetekben ható, belső tényezők (energetikai változások, enzimek módosulása stb.) vagy a külső környezeti hatások befolyásától erősen változik.

Mindezeken a nehézségeken túlmenően előfordul, hogy a másodlagos anyagok a növényvilág különböző kategóriáiban eltérő reakciósorok felhasználásával keletkeznek, vagyis bioszintézisük különböző utakon megy végbe. Például más útja van a nikotin bioszintézisének egyes harasztokban (korpafüvek, zsurlók), mint a dohányban. Ahhoz tehát, hogy a másodlagos anyagoknak a növényi anyagcserében játszott szerepét és jelentőségét tisztázhassuk, igen sok ismeretre és elmélyült kutatásra van szükség.

Nem hagyható figyelmen kívül az sem, hogy a növényi anyagok kémiai elemzése sok nehézséggel jár. A föld feletti, napfénynek kitett növényi szervekben általában klorofill van, aminek az eltávolítása a meghatározások során többnyire külön gondot okoz. Ugyancsak fáradságos a rendszerint jelen levő zsírok és lipoidok leválasztása is, amelyek szintén nagymértékben zavarhatják a meghatározások eredményességét. Nem is említjük itt a

sokféle pl. flavon-természetű növényi festékanyagot, amelyek mind útjában állhatnak a kémiai elemzésnek.

Ha azonban sikerül minden akadályt elhárítani, újabb nehézséget jelent a vizsgált vegyületek bomlékonysága. Ezért a másodlagos vegyületekre különös hangsúllyal érvényes az a megállapítás, hogy amíg nem tudott a növényi biokémia megfelelő gyors és sok komponensre érvényes szeparatív, lehetőleg mikroeljárásokat kidolgozni, addig többnyire nem értek célt az ezekre vonatkozó vizsgálatok. Ezért különös hordereje van a kromatográfiának és az izotóptechnikának, amely vizsgálati módok lehetővé tették, hogy a primér- és szekunder anyagcsere egymásutáni lépéseit felismerjük és nyomon kövessük.

Végül, de nem utolsósorban számolnunk kell a külső hatásokra, valamint a belső tényezők befolyására történő anyagcsere változásokkal. Hogy a másodlagos növényi anyagok bioszintézis-menetét egzakt módon és reprodukálhatóan nyomon követhessük, elsősorban morfológiailag és fenológiailag jól definiált növényanyaggal kell dolgozni. A szorosan kapcsolódó endogén- és exogén eredetű változások felismerése és törvényszerűségeiknek a feltárása hosszú vizsgálatok eredménye, s még ma sem mondhatjuk minden másodlagos növényi anyagról, hogy teljesen ismerjük őket.

A vázolt nehézségek alapján könnyen belátható, hogy a szekunder növényi anyagok ismerete — különösképpen az anyagcserével összefüggésben — még igen sok problémát rejt magában. A helyes irányú kutatási tendenciák az utolsó két évtizedben kezdtek kibontakozni. Ma már azt mondhatjuk, hogy ha még nem is ismerjük az anyagcsere minden lépését, és még nem tudjuk minden vegyület szerepét — nagy vonalakban kezdjük reálisan látni a másodlagos növényi anyagoknak a növényi anyagcseréjében elfoglalt helyét.

AZ ALKALOIDÁK KAPCSOLATA A NÖVÉNYI ANYAGCSERÉVEL

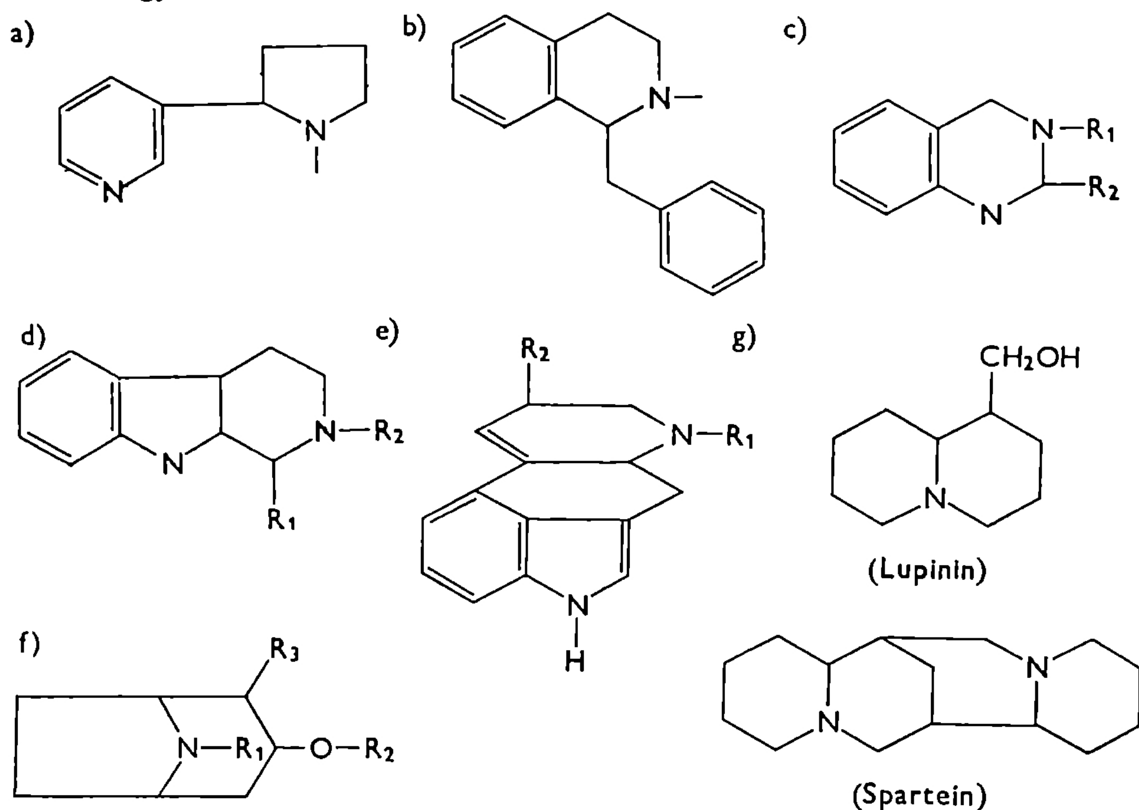
A természetes növényi anyagok jelentős csoportját alkotják az *alkaloidák*. Rendkívül változatos összetételüknél, bioszintézisüknél és anyagcseréjüknél fogva körülhatárolásuk nehézségbe ütközik. A régi kémiai meghatározás ma is érvényes még: nitrogén- (N-) tartalmú, alkalikus vegyületek, amelyek a nitrogént döntően heterociklusos gyűrűben tartalmazzák. Egyéb hasonló szerkezetű vegyületektől, mint pl. a nukleinsavak N-bázisaitól erős fiziológiai-farmakológiai hatásukkal különböznek.

A valódi alkaloidák általában nem tartalmaznak szabad karboxil (— COOH) csoportokat, ahol a biogenezis során mégis megmaradtak, amid jellegűek, vagy metilalkohollal észterszerűen telített vegyületek. Ezért a *betanidin*eket és a *Centrospermae* rend színanyagait nem soroljuk az alkaloidák közé *(Mothes)*. Amennyiben a nitrogén primér amin formájában van jelen, vagy amidszerűen beépült — többnyire protoalkaloidákról beszélünk, s ezekhez soroljuk az aminokat és a diaminokat. A protoalkaloidák nem határolhatók el élesen. Így pl. a szteroid alkaloidák között találhatók olyan közel rokon vegyületek, amelyek abban különböznek egymástól, hogy a nitrogénatom egyszer heterociklusosan, máskor amid formájában épül be.

Az alkaloidákkal már a múlt század óta olyan nagyszámú és mélyreható vizsgálatban foglalkoztak, mint kevés más, biológiailag fontos vegyülettel. Talán a rohamosan szaporodó nukleinsav-vizsgálatok hasonlíthatók velük össze, azzal a különbséggel, hogy az alkaloidáknak a növényi anyagcseréjében betöltött szerepét még mindig nem tudják teljes mértékben megmagyarázni. A nagyszámú vizsgálat oka elsősorban az orvosi, farmakológiai érdeklődés, amely erős fiziológiai hatásuknak köszönhető. A kutatások újabban a növényi

biokémiában is jelentős felismerésekhez vezettek, és fokozatosan kezdenek fényt deríteni fiziológiai funkciójukra.

Jelenleg *ezernél több alkaloidáról van tudomásunk*, amelyek a növényvilágban — főképpen a magasabbrendű növényekben, elsősorban a zárvatermőkben — fordulnak elő. Találhatók azonban a gombákban és a harasztokban is. A mohok között csak szórványosan vannak olyanok, amelyekben alkaloidaszerű, ciklusos, peptid alkatú vegyületek kimutathatók. Az alkaloida- tartalmú növények rendszerint több alkaloidát tartalmaznak, s többnyire számos rokon szerkezetűt. Ezek sokszor szervenként és fejlődési fázisonként eltérő összetételűek és arányúak. Az alkaloidák közül valamelyik nagyobb mennyiségben szokott előfordulni a növényben; ez a *fő alkaloida*, a többi pedig a *társalkaloida*. Például a mák (*Papaver somniferum*) tejnedvében kb. 30-féle alkaloida található. Közülük a *morfin* van a legnagyobb mennyiségben, mégpedig az érett tokfalban (0,2–0,5%), ami többszöröse az utána következő társalkaloidának, a *kodein*nek. Egyes társalkaloidák csak több kilogramm növényi anyag feldolgozásából állíthatók elő alig néhány milligrammot kitevő mennyiségben, pl. laudanosin, protopin stb. Más növényekben különböző szerkezetű alkaloidák egyidejűleg alakulnak ki. Például a *Duboisia myoporoides*ben tropánvázas és nikotin típusú alkaloidák együtt fordulnak elő.



a) nikotin-típus: *Solanaceae, Lycopodiaceae, Equisetaceae, Asclepiadaceae, Compositae, Chenopodiaceae, Erythroxylaceae* stb. ; b) benzilizokinolok: *Papaveraceae, Menispermaceae, Berberidaceae, Lauraceae, Magnoliaceae, Ranunculaceae, Rutaceae, Amaryllidaceae, Sapindaceae, Dipsacaceae* stb.; c) kinazolinok: *Zygophyllaceae, Rutaceae, Saxifragaceae, Euphorbiaceae*, stb. ; d) karbolinok: *Eleagnaceae, Zygophyllaceae, Chenopodiaceae, Apocynaceae, Passifloraceae*, stb. ; e) ergolin származékok: *Ascomycetes, Convolvulaceae* stb, ; f) tropin-alkaloidák: *Solanaceae, Erythroxilaceae, Convolvulaceae, Dioscoraceae*; g) kinolizidinek: *Papilionaceae, Chenopodiaceae, Ranunculaceae, Berberidaceae, Papaveraceae, Solanaceae*

292. ábra. Alkaloida-típusok előfordulása növénycsaládok szerint

Az alkaloidák sokfélesége már korán ráirányította a figyelmet a kémiai rokonság kutatására. Ennek megfelelően sikerült ún. alkaloida-családokat megállapítani a zárvatermők, nyitvatermők és harasztok között. Ilyenek pl. a *burgonyafélék* (csucsor, dohány, beléndek stb.); a *mákfélék* (mák, pipacs, fecskefű stb.); a *boglárkafélék* (sisakvirág, pünkösdi rózsa, szarkaláb stb.); a *liliomfélék* (zászpa, kikerics); a *csikófarkfélék* (csikófark); a *zsurlófélék* (zsurló) (l. 292. ábra). Olyan családokban is mutattak ma már ki alkaloidákat, amelyekben korábban kizártnak tartották a jelenlétüket. Például sokáig az volt a nézet, hogy illóolaj tartalmú növényekben alkaloidák nincsenek. A macskagyökér *(Valeriana officinalis)*, valamint az *ajakosok* családjának több faja *(Stachys recta, Salvia officinalis, Leonurus quinquelobatus* stb.) megcáfolják ezt.

Ismerünk sok olyan növényt, amelyekben nincsenek alkaloidák. Ezzel szemben az alkaloida-tartalmú növények között nem ismerünk olyan mutánsokat, amelyek teljesen alkaloidamentesek lennének. Ez feltűnő! Így pl. végeredményben nincs nikotinmentes dohány és lupulinmentes csillagfürt, csak alkaloidában szegény fajok vannak. *Mothes* szerint ez a legsúlyosabb ellenérv az alkaloidák exkrétum-természetével szemben. Az alkaloida-növények ugyanis különös érzékenységgel rendelkeznek a megfelelő prekurzorokkal szemben, és nincs lehetőségük ezeket a feleslegben levő, reaktív prekurzorokat (elővegyületeket, előfutár-vegyületeket) másképpen – pl. leépítéssel – eltávolítani. Lekötésük alkaloidaképzés formájában szabályos fejlődést jelent számukra, míg e képességük mutagén elvesztése pusztulásukat okozná.

Az alkaloidák fellépése és megoszlása szempontjából döntő szerepet játszik nemcsak a képződés maga, hanem a transzlokáció, a felhalmozódás, valamint a másodlagos átalakulás és leépülés. Így pl. a *Nigella damascená*ban az alkaloidák gyorsan leépülnek. Tapasztalhatjuk ezt kísérletileg is, ha injekciózással bejuttatjuk a növény által termelt alkaloidákat a levelébe. Csupán a magvaknak a papillás fedősejtjeiben halmozódnak fel, a levélben igen hamar elbomlanak. Ez a megfigyelés amellett szól, hogy a kérdéses növény levelében és magjában egymástól függetlenül képződnek az alkaloidák, és nem transzlokációval kerülnek a magvakba. Más növényeknek (pl. maszlag, *Datura stramonium*) a könnyezési nedvében alkaloidák találhatók, ami viszont vándorlásukat igazolja.

Az alkaloidák gyakran fakéregben, maghéjban és más külső végképződményben halmozódnak fel. Lényegében a nitrogén-anyagcsere során (irreverzibilis reakciók eredményeképpen) keletkező melléktermékeknek tekinthetők. A növényi sejt rendszerint már nem használja, és kiküszöböli ezeket, ezért olyan szövetben rakódnak le, ahol az anyagcsere lassúbb *(Dawson)*.

A purinvázas alkaloidáknak a növényi anyagcserében betöltött helyzetére vonatkozóan tár fel érdekes összefüggéseket a purinszármazékok keletkezésének és szerepének a tisztázása. A purinszármazékok a nukleinsavak N-bázisaihoz állnak közel, egyesek közülük a nukleoproteidek építőkövei, és ennek folytán a fehérjeszintézisben vesznek részt. A purinbázisok főleg ott fordulnak elő a növényekben, ahol fokozott fehérje-anyagcsere megy végbe, pl. a magvak táprétegében, a fiatal levelekben és hajtáscsúcsokban. Az állati szervezetből a purinbázisok többnyire húgysav, esetleg allantoin formájában kiürülnek. A növényi szervezetben azonban kiválasztó szervek nincsenek, s az anyagcseretermékek többnyire a sejtek belső vizes üregeibe, a sejtnedv-vakuólumba kerülnek. A sokféle szekunder növényi anyag keletkezése a növényi szervezet eme különleges felépítésével függ össze, és maga a produktum szabja meg, hogy speciális anyagcseretermékről van-e szó, vagy egyfajta újra felhasználható melléktermékről.

A növényekben a széles körben elterjedt urináz-dehidráz enzim hatására a húgysav rögtön allantoinná alakul, ezért a húgysav a növényekben nehezen mutatható ki, míg az allantoin gyakran megtalálható. Az allantoin többnyire a széles körben elterjedt glioxilsav (CHO COOH) ureidjeiből keletkezik. A növényi ureid-anyagcserére nézve *Reinbothe*

kiterjedt vizsgálatokat végzett. Megállapítása szerint a növények az allantoint mint a nukleinsav és nukleoproteidek leépítésének közbeeső termékét (glioxilsav-ureiden át) a nitrogén transzlokációja szempontjából hasznosítják. Az említett anyagok az ureidtartalmú növényekben nagy tömegben találhatók. A glioxilsav-ureidek a fekete nadálytőben *(Symphytum officinale)* és a juharban *(Acer negundo)* ritmikusan szállítódnak a vegetáció alatt a levelekbe, és vissza a földbeli raktározó szervekbe. A farészben (xilém) felfelé haladó vízárammal jutnak a levelekbe, és ősszel az asszimilátumokkal a háncs rostacsövein át a raktározó szervekbe. Ebből az következik, hogy az allantoin és allantoinsav összefüggésben van az általános fehérje-átépítéssel, és egy olyan lebontó körfolyamat részese, amelynek során a fehérjékből különböző aminosavak keletkeznek. Az itt létrejövő szekunder aminosavak eltérhetnek a primér, fehérje-szintézisben részt vevő aminosavaktól. Részben ennek, részben az eltérő enzimek stb. működése következtében számos kondenzációs termékhez vezethetnek, amilyenek többek között az alkaloidák is.

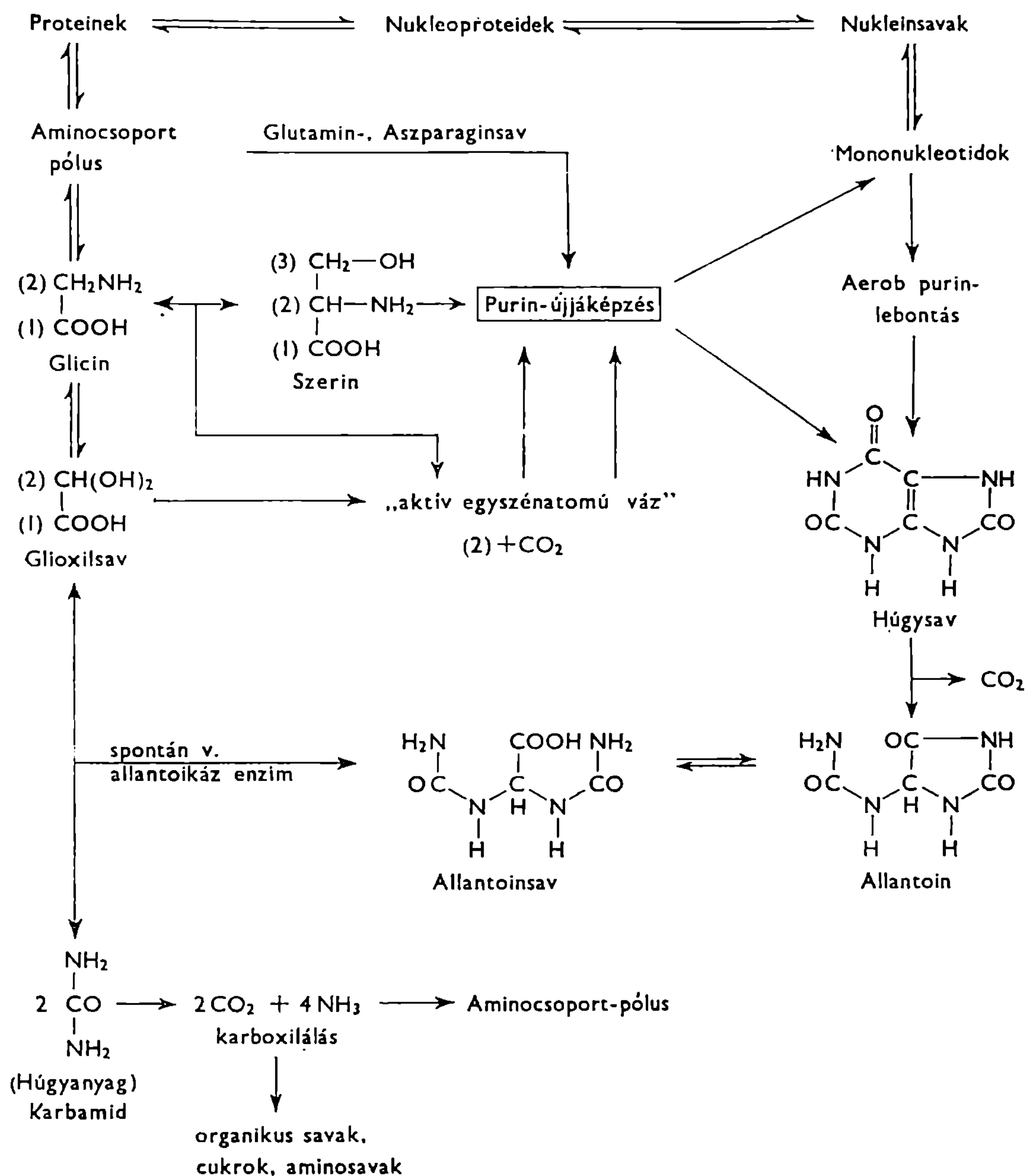
Az allantoin- és allantoinsav-anyagcserét ureid növényekben *Reinbothe* vázlata demonstrálja a legszemléletesebben (293. ábra).

Az alkaloidák akkumulációja (felhalmozódása) történhet vakuólumokban az ionkiválás elve alapján, valamint sejtfalakba adszorpcióval, és különleges lipofil esetekben (mint pl. a *Nigella damascenában*) olajsejtekben is. Aktív szállítást, amely az akkumulációt igazolná, eddig még nem lehetett egyértelműen kimutatni. Erre vonatkozóan azonban van néhány vizsgálati eredmény. Például tejnedvtartalmú növények tejcsövében alkaloidák transzportját lehetett igazolni. Többek között *Vágújfalvi* jutott ilyen eredményre, kutyatej, valamint a kis télizöld meténg vizsgálata során. A gyökéren keresztül adagolt idegen alkaloidák egy idő múlva kimutathatók voltak a levelekből kifolyt tejnedvben is. *Romeikének* C^{14} izotóppal jelzett hioszciaminnal végzett vizsgálatai is azt bizonyítják, hogy az aktivitás rövidesen a gyökérből a hajtásba tevődik át, ill. ott is megjelenik a *szkopolamin* alkaloidában. Ezzel egyidejűleg bizonyítani is tudta, hogy a hiosciamin szkopolaminná epoxidálódik. A könnyezési nedv vizsgálata mellett figyelemre méltók az egyedfejlődés alatt mutatkozó ritmikus változások, átalakulások az alkaloida-tartalomban és -összetételben, amelyek mind a transzport lehetősége mellett szólnak.

A magasabbrendű növények messzemenő képtelensége arra vonatkozólag, hogy az anyagcsere mellék- vagy végtermékeit a külvilágba kiválasszák, nemcsak feltétele ez anyagok felhalmozódásának, hanem kényszerű maradásuk még sokkal inkább oka a reakcióiknak. Ezért ne csodálkozzunk azon, ha állatokban is, a gátolt kiválasztás következtében olyan vegyületek keletkeznek, amelyek a másodlagos növényi anyagokhoz igen hasonlók. Például a rovarok bábjaiban, a madarak tollában stb. képződő vegyületek tipikus alkaloidák is lehetnek *(kinurin)*. Ezzel megszűnik az a feltevés, hogy az alkaloidákat kizárólag növényi bázisoknak tekintsük *(Mothes)*.

Az alkaloidák sejten belüli lokalizációjára ez ideig csak szórványos adatok vannak. A hisztoautoradiográfiás módszerrel azonban célt lehet majd érni ebben a kérdésben is. A homogenizátumok vizsgálata nem vezet a kívánt eredményre, mivel a homogenizálás során a sejtek anyaga szétroncsolódik, s a jelen levő aromatikus savak vagy cserzőanyagok inaktiválják az enzimeket, és egyes érzékeny alkaloida-kötéseket szétrombolnak.

Az alkaloida-képződés területén az enzimológiai kérdések kutatásának számos problémája van, ilyenek a decarboxilezés, transzaminálás, vagy az oxidatív dezaminálás, valamint a fenolos hidroxi-csoportok képződése, metilálás, dehidrációs fenolos kondenzáció stb. Ezek közül csak a metilálást tárgyaljuk. Az ilyen folyamatok emelik az anyag stabilitását. A legerősebb metilálási folyamatokat rendszerint ott találjuk, ahol az alkaloidák keletkeznek. Egyes esetekben sikerült kísérletileg igazolni, hogy a metilálás a toxikus jelleget csökkenti. Ma már ismerünk olyan vegyületeket, amelyek könnyen átadják metilcsoportjaikat: *metildonátorok*. Ilyenek pl. az aminosavak közül a metionin, vagy egyéb aminok közül a



293. ábra. **Allantoin- és allantoinsav-anyagcsere ureid növényekben**

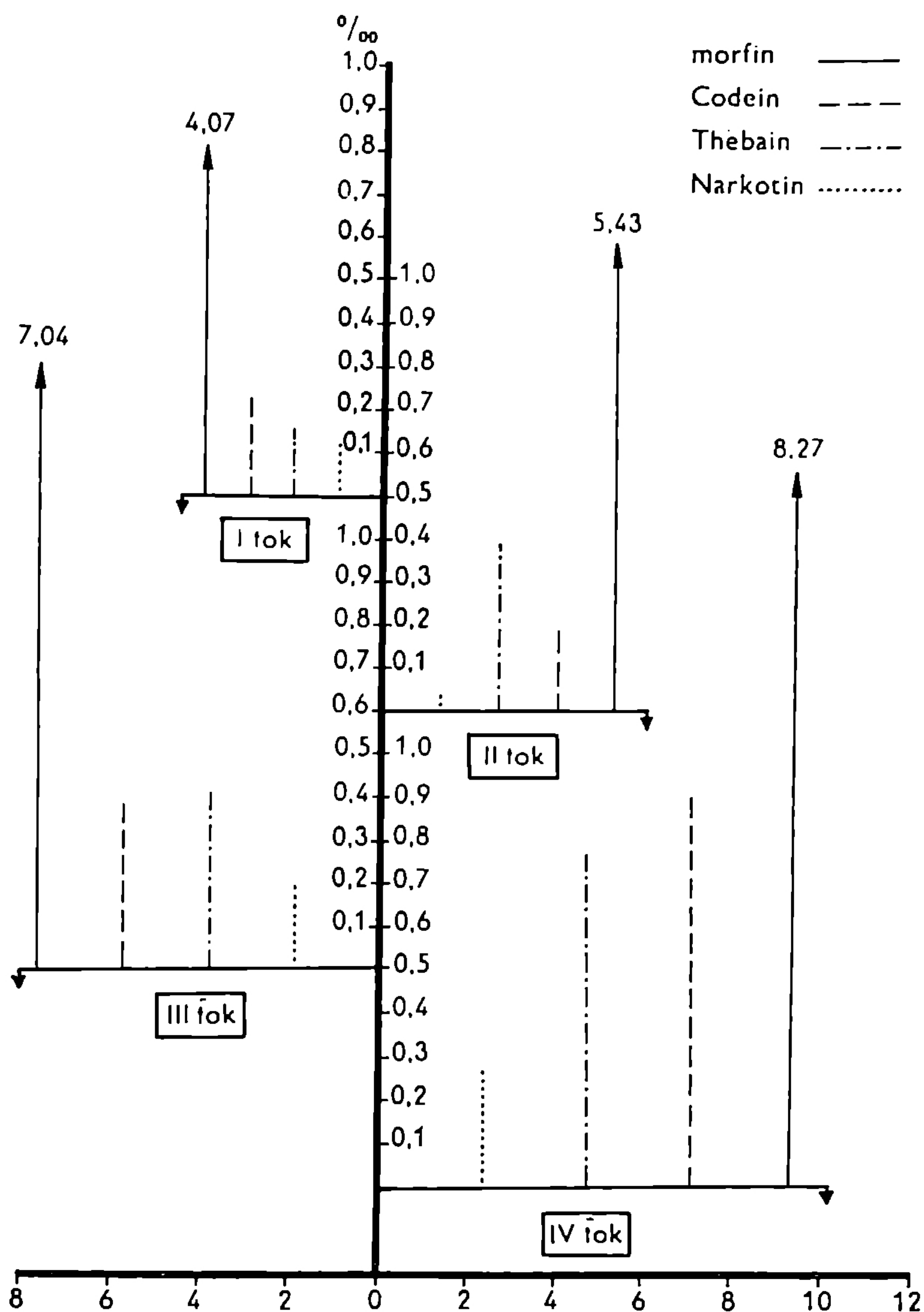
betain. Széles körben ismeretes ún. metildonátor a cholin. Keveset tudunk azonban még a metilálás lefolyásáról a sokszor igen hosszú reakciósoron belül. Kérdés az is, hogy gyűrűzáródás előtt, vagy az után következik-e be a metilálás? Ennek a kérdésnek a megoldása igen jelentős egy-egy alkaloida-prekurzor sorsának a megítélésében. A prekurzorok sorsa különböző lehet. Bekapcsolódhatnak a normál anyagcserébe, és ezáltal megmaradhatnak élettani anyagoknak. De metilálás és gyűrűzáródás következtében gátlást is szenvedhetnek abban, hogy visszalépjenek a normális anyagcserébe, ilyenkor exkrétumokká válnak. Ezek az exkrétumok nem szükségképpen stabilok. Amikor egy alkaloida a képződési helyéről áttevődik egy másik szervbe, pl. a gyökérből a levélbe, akkor újabb reaktív környezetbe kerülhet. Ez a belső miliő a növény fejlődésével egyidejűleg is változhat (pl. az öregedés során). Ennek megfelelően gyakran megfigyelhetünk késői demetilálást is. Például a máktok érésekor a kodein egy része morfinná demetilálódik. A további öregedés gyűrűmegnyílást és lebomlást eredményez. Ezt tapasztalhattuk saját vizsgálataink során is, amikor 4 elágazást fejlesztő mák növényeken az egymást követő tokok morfin- és társalkaloida-tartalmát vizsgáltuk. A legkorábban beérő főtok morfintartalma teljes tőérés idején kisebb volt, mint a fiatalabb tokoké (l. 294. ábra).

Az alkaloidák képződésének a vizsgálata szempontjából azonban az alábbi biokémiai probléma a legjelentősebb. Gyakorlatilag minden alkaloida-termelő növényre jellemző, hogy csak meghatározott vegyület-csoportokat visz kondenzációba. Milyen vegyületek a kondenzációs partnerek és miért? A Papaver fajokra pl. jellemző, hogy kondenzáció történik a fenilacetaldehid vagy analógja, és egy feniletilamin között. Miért nem történik kondenzáció az amin és egy acetaldehid között, hasonlóan a szalzolin alkaloida szintéziséhez? – amely egyébként mesterségesen könnyen előállítható. Számolnunk kell azzal is, hogy nincsenek mindenütt speciális enzimek, hanem a szintézis multienzim-komplexumokon fut le, amely gyakran egy vegyület számára nem a legkönnyebb, legkézenfekvőbb út, hanem a reakció-lépések hosszú sorát igényli.

A másodlagos növényi anyagok, így az alkaloidák képződése is a legszorosabban összefügg a sejtdifferenciálódással, ill. bizonyos anyagcsere-állapotok elérésével. Nyilván ebben található az oka annak is, hogy szövetkultúrában, amelyben a sejtek dedifferenciáltak, többnyire csak kis mennyiségben találhatók alkaloidák. Másrészt kísérletileg igazolták (pl. *Grützman*), hogy ilyen kalluszos szövetek képesek az alkaloidákat átalakítani és lebontani.

Az alkaloida-képződés tehát – az eddigi ismeretek szerint – tulajdonképpen *fejlődésélettani jelenség*. Sok esetben a bioszintézisre vonatkozó vizsgálatok azért nem vezettek a kívánt eredményre, mert bár a kiválasztott prekurzor megfelelő volt, de a fejlődési állapot vagy a környezeti feltételek nem voltak megfelelők. Erre vonatkozóan példát szolgáltatnak a *Datura stramonium*mal végzett izotóp-beépülési vizsgálatok. *Leete*, *Marion* és *Spenser* (1954) a C^{14}-gyel jelzett ornitin beépülését igazolták a tropán váz pirolidin részébe. Megállapították, hogy a radioaktív ornitinnel kezelt növényben aktív hioszciamin alkaloida képződik. A szkopolamin társalkaloida azonban, ami mindössze egy oxigén-híddal tér el a hioszciamintól, nem mutat aktivitást. Ebből az eredményből arra a következtetésre jutottak, hogy a szkopolamin más úton keletkezik a növényben, mint a hioszciamin. R. *van Haga* (1956) vizsgálatai adták meg a fenti eredmények helyes magyarázatát. Ő kimutatta, hogy a jelenlevő inaktív szkopolamin a növényben fiatalon képződött, az izotópos kezelés előtt. Idősebb növényekben, amilyeneken *Leete* és munkatársai kísérletüket végezték, nem képződik szkopolamin. R. *van Haga* fiatal csattanómaszlag *(Datura stramonium)* növényeken kísérletileg igazolni tudta a radioaktivitás beépülését az ornitinből a szkopolaminba is, ami a növénynek azt a képességét igazolja, hogy fiatalon hioszciamin mellett szkopolamint is szintetizál, és mindkét alkaloidának közös prekurzora van.

Számos alkaloida-prekurzorról beigazolódott, hogy az valamilyen aminosav lehet. Maga a triptofán aminosav pl. prekurzora az indolvázas alkaloidáknak. Ezen felül azonban



294. ábra. Négyes elágazású máktő tokjaiban néhány alkaloida megoszlása

egyéb anyagcseretermékek prekurzorának is tekinthető, mint pl. a β-indolilecetsavnak (heteroauxinnak), az eddig felismert legfontosabb növényi növesztő hormonnak, különböző fehérjéknek, valamint a nikotinsav-amidnak (B_3-vitaminnak). Mindezek a reakciók konkurrenciában vannak, és az alkaloida-képződés nem csupán a prekurzor triptofán folyamatos adagolásától függ, hanem a többi anyagcserefolyamat megfelelő gátlásától is.

Az alkaloidák biológiai jelentőségére vonatkozóan csupán néhány megfigyelésre támasz-

kodhatunk. Méreghatásuk nagyrészt a koncentrációtól függ, s attól, hogy milyen élőlényre vonatkoztatjuk. Amíg a foltos bürök leve Szókratész számára méreg volt, és az ókor ismert kivégző eszköze, addig egyes gombák és rovarok számára veszélytelen táplálék. Ez azonban nem zárja ki azt, hogy az alkaloidák a túlélés szempontjából a növény számára előnyösek. Tény az, hogy a magas hegyvidékek pásztorkunyhói körül uralkodó vegetációban találjuk az *Aconitum* és *Veratrum* fajokat, mivel minden egyéb, ami lelegelhető, az állatok áldozatául esik, és csupán az alkaloidás növények maradnak meg. Ilyen *Veratrum*-mezők a Kaukázus hegyi rétjein is találhatók, ahol évről évre nagy juhnyájakat hajtanak keresztül. Az alkaloida-tartalmú és más mérgező növények legextrémebb tömegszelekcióját találni a félsivatagi és sivatagi vidékeken, mint pl. Észak-Afrikában és Közép-Ázsiában. Ahol a karakul juhok, kecskék, vagy tevék, ill. egyéb vadon élő emlősök felszaporodása kedvezőtlenné válik a növényekre nézve, évezredek folytán kialakult az alkaloida-szeszkviterpén, a szívre ható glükozida és keserűanyag tartalmú növények szelekciója. Ilyen helyeken új alkaloidák kincsesbányája van. Felejthetetlen benyomást keltenek Közép-Ázsiában a több kilométeres kiterjedésű *Ammodendron-*, *Sophora-*, *Anabasis-*, *Peganum-*, ill. *Artemisia-* (üröm-) mezők, vagy Egyiptomban a *Hyoscyamus-*, *Alcanna-*, *Crotallaria-* és *Zygophyllum*-földek.

A szekunder anyagcserében nem dőlnek el létfontosságú dolgok. De pl. az alkaloidák kapcsolatának megismerése érthetőbbé teszi fiziológiai helyzetüket az általános anyagcseréhez. Kapcsolódásuk aminosavakhoz, nikotinsavhoz, anthranilsavhoz – amelyek egyébként a nitrogénatomot is szolgáltatják –, vagy másrészt a mevalonsavhoz, a fahéjsavhoz, ecetsavhoz stb. egészen konkrét alapot adnak ahhoz a felfogáshoz, hogy az alkaloidák olyan reakciók termékei, amelyek révén egyes anyagok az anyagcsere főútjáról mellékutakra szorulnak le.

BELSŐ ÉS KÜLSŐ TÉNYEZŐK HATÁSA AZ ALKALOIDÁK KÉPZŐDÉSÉRE

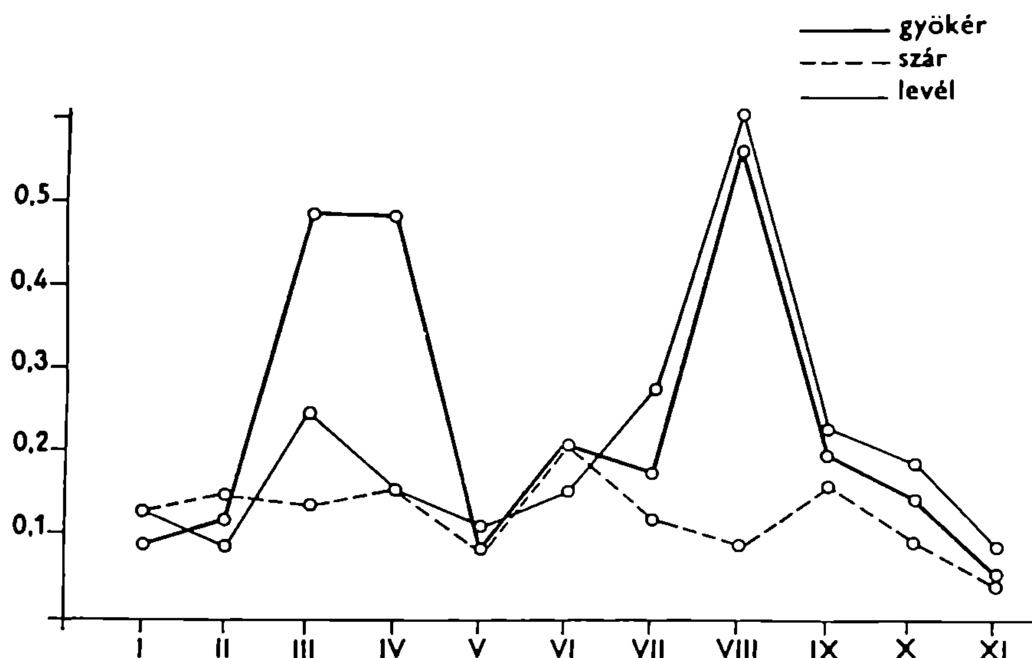
Az alkaloidák képződése egyrészt *belső*, fiziológiai, ill. biokémiai, másrészt *külső*, környezeti viszonyok komplex hatásától függ. Az alkaloida-tartalmú növények elterjedésében bizonyos törvényszerűség uralkodik. A délszaki vidékeken sokkal több ilyen növényfaj él, mint északon *(Paech, Mothes)*. Egy fajon belül is alkaloida-feldúsulás tapasztalható az egyedekben, mennél délibb területeken nőnek. *Szokolov* közlésében az *Atropa belladonna* (nadragulya) leveleiben a Krímben 1,29% alkaloida-tartalom volt, ezzel szemben Moszkva környékén 0,71%, míg Leningrádban mindössze 0,40%. Érdekes példát szolgáltat a közép-ázsiai homoksivatagokban széles körben elterjedt *Salsola richteri* is, amely a Kara-Kum és a Fargana sivatagban 3–4 m nagyságú cserje, s 0,3–0,4% az alkaloida-tartalma. E növénynek jelentősen megváltozik a külső formája és elveszti alkaloidaképző sajátságát a türkméniai Osboja környékén. Itt a növény törpecserjévé alakul át, és alig tartalmaz alkaloidákat. *Szokolov* és munkatársainak vizsgálata a növényre vonatkozóan a szovjetunióbeli Kopet-Dága lösztalaján érdekes eredményeket adott. Egy év leforgása alatt, az új körülmények között a *Salsola richteri* újból magas cserjévé fejlődött, és alkaloida-tartalma megnövekedett.

Az alkaloida-tartalom vizsgálata nagyszámú egyeden, azonos termőhelyen és ökológiai viszonyok között – igen széles egyedi változékonyságot mutat, amely nagyfokú belső rugalmasságra utal. Ez a felismerés egyben biztató alapja a kiválasztásos nemesítésnek. Az orvosi csucsor *(Solanum laciniatum)* nemesítési kísérleteiben hazánkban, a csillagfürt

(Lupinus angustifolius) nemesítése során Németországban több ezer egyedet vizsgáltak meg, és mindig találtak kiemelkedő alkaloida-tartalmú egyedeket. Ezek kiválasztása és továbbvitele után azonban a következő években a kiválasztott anyag korántsem mutatkozott egységesnek, és a szigetelés ellenére szabálytalanul szóró eredményeket kaptak. Ezért jelenleg a magas alkaloida-tartalom még nem látszik olyan tulajdonságnak, amely az eddig feltárt genetikai törvényszerűségek valamelyikébe beilleszthető. Sokkal inkább látszik genetikailag nyomon követhetőnek a csekély alkaloida-tartalom, ill. alkaloidahiány, amit pl. az alkaloidamentes csillagfürt fajta kiválogatásával sikerült elérni. Egy genetikailag érdekes jelenséget sikerült azonban *Stary* cseh kutatónak a *Datura stramonium*on megfigyelni. Sok száz egyed közül ki tudott választani olyanokat, amelyek azonos fejlődési állapotban és termőhelyen a többinél lényegesen nagyobb mennyiségben tartalmaznak a hioszciamin fő alkaloida mellett szkopolamint. Ezeket az egyedeket megvizsgálva megállapíthatta, hogy a kromoszóma-garnitúrájuk különbözik a normálisakétól: mindig $2n + 1$ kromoszómát talált bennük. *Stary* ennek az egy feleslegben levő kromoszómának tulajdonította a gazdagabb szkopolamin-szintézist. Végső fokon azonban megállapíthatjuk, hogy még nem áll elegendő vizsgálati eredmény a rendelkezésünkre ahhoz, hogy az alkaloida-tartalom alakulására nézve az öröklődés tekintetében határozott véleményt alkothassunk. Azt azonban eddig számos esetben tapasztalták, hogy a külső környezeti tényezők igen nagymértékben befolyásolják az alkaloida-tartalom alakulását, ami a genetikai vizsgálatokat is megnehezíti.

Az alkaloida-képződést irányító *belső tényezők közül* hangsúlyozni kell az *életkort*, ill. ezzel összefüggésben a fejlődési állapotot. A kettő nem esik mindig teljesen egybe. Aki növényekkel foglalkozik, megfigyelhette, hogy azonos idejű vetésben is az egyik csíranövény hamarabb indul fejlődésnek, mint a másik. Gyakran több napos vagy hetes eltolódás is előfordulhat a növények kelésében. A virágzás is hozhat eltolódásokat – gyakran két egymás mellett fejlődő és azonos korú növényen is. Ugyanez vonatkozhat a termés érésére. Ugyanannak a fának két, egyidőben kinyílt virágából fejlődő termések beérése más-más időpontban következhet be, ami tápanyag-ellátottságtól, a fényviszonyoktól, és nem utolsósorban sajátságos sejttani differenciáktól függ; mindezek az energiaviszonyok, valamint enzimkoncentrációk esetleges biokémiai eltérésekre vezethetők vissza. Az alkaloida-tartalmat a kutatók hosszú ideig a növények életkorától függően vizsgálták. Hetekben vagy a csíranövényeknek napokban, hosszabb élettartalmú növényeknek hónapokban fejezték ki az életkorát és ezt a tulajdonságot adták meg jellemzőnek. A megvizsgált növényanyag azonban éppen a fentebb vázoltak alapján fejlődéstani szempontból nem volt mindig egységes az ilyen vizsgálatok alkalmával. Például a 3 hónapos *Datura stramonium* növények között találhatók ilyenkor olyanok, amelyek csak bimbósak, míg mások virágzók, ismét mások már termést érlelnek. Az utóbbi években *Schratz*, *Verzárné*, *Kolodziejski* és *Kulaszina* fejlődésalaktani alapon végeztek vizsgálatokat alkaloida-tartalmú növényeken (295. ábra). Az életkor mellett tekintetbe vették az azonos alaktani viszonyokat is. Megállapították, hogy az alkaloida-tartalmú növényekben az egyedfejlődés alatt tőlük függő mennyiségi és minőségi változás mutatható ki az alkaloidákban. *Schratz* ezt a jelenséget *egyedfejlődési (ontogenetikai) ritmus*nak nevezte el.

Legáltalánosabban meg lehetett figyelni, hogy a csírázás idején igen gyors változások történnek a növények alkaloida-tartalmában és -összetételében. Az elsőnek keletkező alkaloida kulcshelyzetet tölt be; rendszerint belőle vezethető le a többi is. Például a mák csíranövényekben elsőnek a narcein és tebain jelentkezik a 24-féle alkaloida közül. Az alkaloidák további sorrendje, csökkenése vagy feldúsulása a biogenezis területén sok problémát oldhat meg. Így sikerült éppen a mák csíranövények vizsgálatában felismerni a morfin-kodein-tebain alkaloidák biogenetikai rokonságát. Amíg a csíranövény-állapotban a metilálási folyamatok intenzíven kimutathatók, addig a termésérés idején demetilá-

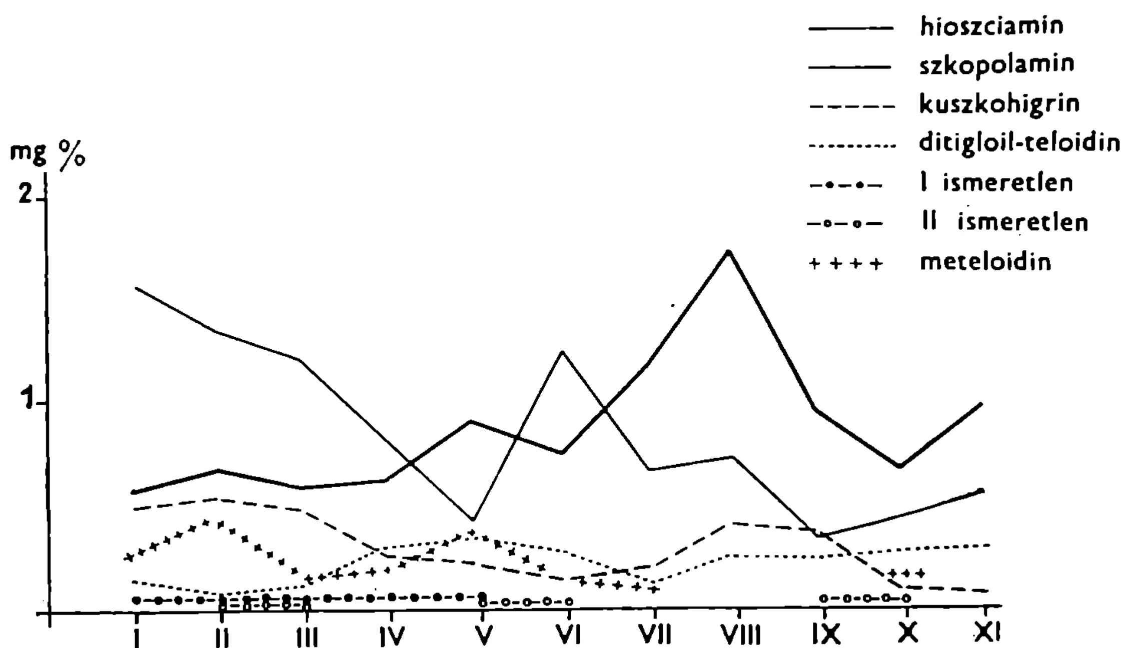


295. ábra. Az alkaloida-tartalom alakulása a maszlag *(Datura stramonium)* vegetatív szerveiben az egyedfejlődés során

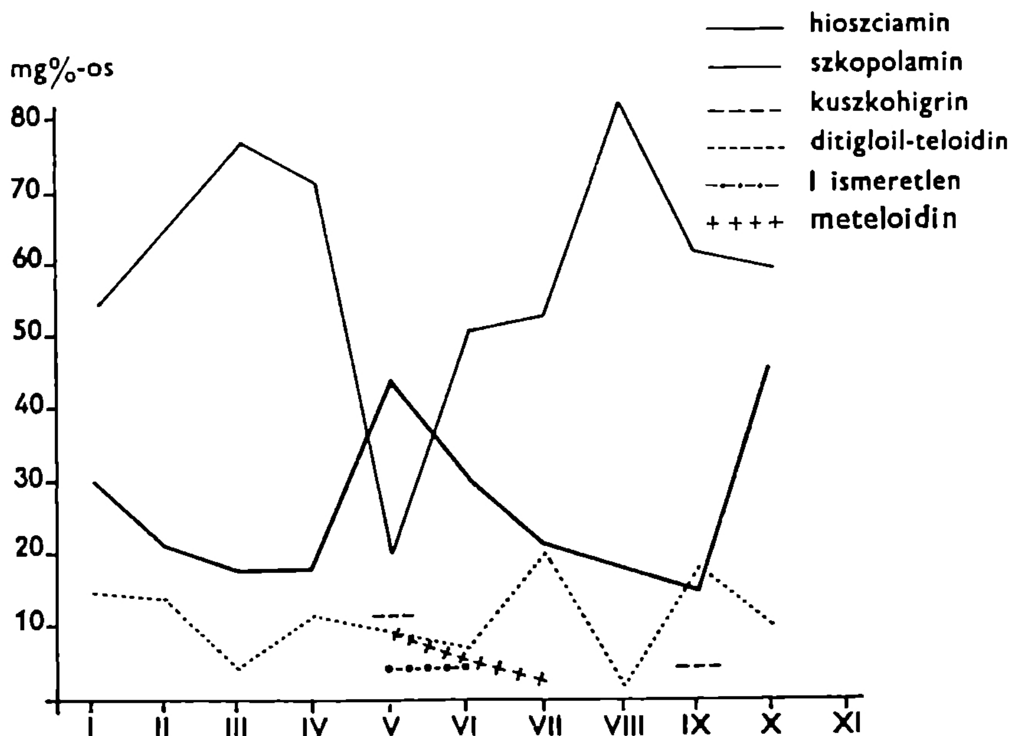
lás következik be jelentősebb mértékben. Egyébként éppen mákalkaloidáknak az egyedfejlődés alatti, valamint a szervenkénti megoszlását, továbbá a különböző fajtákban való előfordulását; és minél jobb produktivitású fajták előállítását (nemesítését) több éves kísérlet-sorozatban hazai kutatók is részletesen tanulmányozták, s figyelemre méltó eredményeket értek el *(Sárkány* és munkatársai; *Mórász, Tétényi* és munkatársai stb,).

A maszlag *(Datura)* fajok egyedfejlődése alatt maximumot lehetett kimutatni – 2 vagy 3 ízben – az alkaloida-tartalom alakulásában. Ezek a maximumok fajonként és szervenként különböztek. Közös vonásként mutatkozott azonban az, hogy két általánosan jellemző maximum jelentkezett a virágzás beindulásakor, ill. a termésérés kezdetén. Ezek a fejlődési állapotok a növényekben fokozzák az anyagcserét, amelynek folyamán metabolikus átrendeződések, hormoneffektusok jönnek létre, és az alkaloida-képződést kiváltó prekurzorok is felhalmozódnak. Az egyedfejlődés morfológiai változása a társalkaloidák arányának alakulásában is hoz eltéréseket. A vizsgált fajok közül kiemelve a *Datura innoxiát*, rámutathatunk arra, hogy ez a faj nagy általánosságban szkopolamin-növény, vagyis fő alkaloidája a szkopolamin, de az egyedfejlődés alatt, pl. az első zöldtermés szerveződése idején, majd amikor a termésérés beindul, a szkopolamin-tartalom csökken, és a hioszciamin aránya meghaladja a szkopolaminét (296. ábra). A hioszciamin ebben a növényben mindig a gyökérben van a legnagyobb mennyiségben, de ott sem uralkodóan. Kísérletileg igazolták, hogy a *Datura* fajok levelében epoxidálási folyamat megy végbe, és a hioszciamin részben szkopolaminná alakul át. Újabb adatok szerint egyes *Datura* fajok gyökerében is megfigyelhető az epoxidálás *(Romeike)*. Az alkaloida szállításának a kérdése még nem ismeretes, de tény, hogy a *Datura* fajok könnyezési nedvében (a gyökér felett elmetszve) főképpen hioszciamint sikerült kimutatni. Ebből arra lehet következtetni, hogy a vázolt fejlődési állapotokban, az erőteljes anyagvándorlás és felhalmozódás eredményeképpen, a levelekben rövid időre a hioszciamin alkaloida válik uralkodóvá (297. ábra).

Eltérő lehet az alkaloidák megoszlása egyes szöveteken, sőt szerveken belül is. Például



296. ábra. A hioszciamin alkaloida feldúsulása az egyedfejlődés folyamán a *Datura meteloides* gyökerében, mg $^0/_{00}$-ben (1, 2) kifejezve (I–XI-ig: a fejlődési állapotok jelzése)



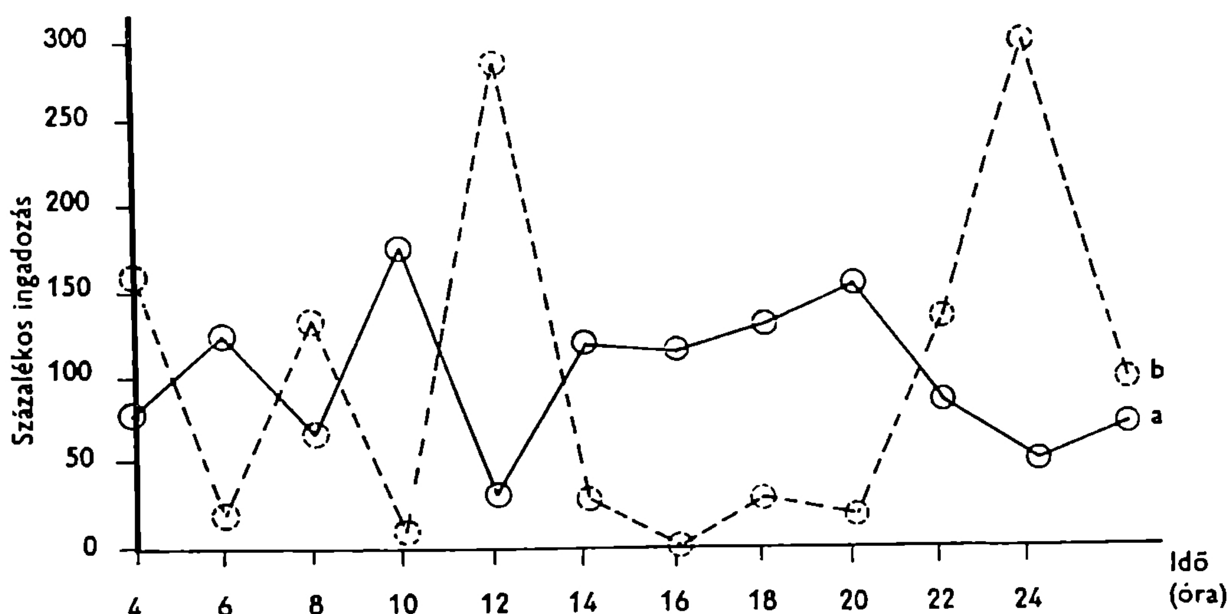
297. ábra. A hioszciamin alkaloida-tartalom emelkedése az egyedfejlődés folyamán a *Datura meteloides* levelében, mg$^0/_{00}$-ben kifejezve (I–XI: a fejlődési állapotok jelzése)

[illegible]	A termő VI. 30-án			Félérett toktermés VII. 15-én			Érett toktermés VII. 29-én		
[illegible]	5,56	0,37	14,12	4,56	1,32	13,32	3,12	0,50	6,60
felső tokfal	7,06	0,56	21,38	6,96	2,99	30,17	6,15	2,39	31,82
alsó tokfal	10,50	0,82	31,30	6,80	3,60	36,33	7,40	3,90	52,20
termés, kocsány	9,90	0,87	33,20	6,10	2,00	20,18	1,76	0,70	?,32
össz	8,25 ‰	2,62 mg	100%	6,11 ‰	9,91 mg	100%	4,61 ‰	7,51 mg	100%

298. ábra. A morfin-tartalom szintenkénti megoszlása fejlődő máktokban

a máktokban szintenként változik a morfin mennyiségi aránya. Erre vonatkozólag *Sárkány* és *Dános* vizsgálatai adnak pontos felvilágosítást (298. ábra). Az ilyen jellegű megállapításoknak gazdasági jelentősége lehet. A gyűjtésre vonatkozó szabványelőírásokat a kísérleti eredmények figyelembevételével állítják össze, és az értéktelen növényi részeket eldobják. A máktok esetében a kocsányból mindössze 5–10 cm-es darabot tartanak meg, mert a szár alsóbb részeiben egyre kevesebb az alkaloida. A *Solanum laciniatum*ról pl. megállapították, hogy az ún. ipari hajtásvégei a legmegfelelőbbek az alkaloidák gazdaságos kinyerésére. Ezek 25–30 cm hosszúságú fiatal hajtások, amelyekben jóval több alkaloida található, mint az idősebb szervekben. A fiatal szervek ipari szempontból még azért is előnyösebbek, mert nincsenek nagyon elfásodva, ezért a feldolgozáskor a hatóanyagok kinyerése, valamint az előzetes aprítás is lényegesen könnyebb. Az öregedés következtében, különösen a hajtástengelyben – főként a szállítószövetben – erőteljes fásodás és rostképződés mehet végbe, amely a nyers súly növekedéséhez, ezzel egyidejűleg a gyógyászati szempontból fontos alkaloidák csökkenéséhez vezet, ami lehet pusztán relatív csökkenés, de abszolút csökkenés is, és ez az alkaloidák lebomlásában nyilvánul meg. E meggondolások alapján a gyűjtési időpontok, valamint a begyűjtött szervek korának és méretének a megállapítása gyakorlati szempontból elengedhetetlen fontosságú.

A belső tényezőknek az alkaloida-tartalomra gyakorolt hatása szorosan összefonódhat a környezeti tényezők hatásával is, sőt néha nehéz különbséget tenni a kétféle tényező hatása között. Például endogén eredetű az alkaloida-tartalom napszakos változása, ami azonban bizonyos mértékig összefügg a külső környezeti tényezők hatásával is, elsősorban a megvilágítási viszonyokkal. A fény közvetlen befolyást gyakorol a növények asszimilációjának az intenzitására, ami hatással van – közbeeső termékei révén – a szekunder anyagok képződésére. Az asszimiláció és a légzés szoros kapcsolata, az asszimiláció intenzitásának változása és a transzport-tevékenység kapcsolódása az említett alapvető anyagcsere-folyamatokhoz – elsősorban ezek adják a magyarázatát a szekunder anyagokkal, így az alkaloidákkal kapcsolatban is tapasztalható napszakos ingadozásnak. Például a *Conium*



299. ábra. A koniin és konicein alkaloidák változása 24 óra alatt (vízszintes 1–24) a foltosbürök 2 hetes zöld termésében

maculatum terméseiben *Fairbairn* 2 óránként végzett vizsgálatai során a két legjelentősebb alkaloida ellentétes változását követhette nyomon (299. ábra).

A napszakos ritmus felismerése sok régi, obszkurusnak vélt hiedelemre és népi megfigyelésre tudományos magyarázatot adott. A legtöbb alkaloidanövény gyűjtésére pl. a délutáni órák bizonyultak a legjobbnak. Ilyenkor az asszimiláló zöld levelekbe sok alkaloida is felhalmozódik, amely később, az est folyamán a gyökérbe vándorol.

Jelentős különbségek adódhatnak egyazon faj különböző egyedeinek alkaloida-tartalmában és összetételében – azonos fejlődési állapotban és termőhelyen is. Ezek a különbségek megnyilvánulhatnak az alkaloidák összetételében és mennyiségi alakulásában egyaránt. Ha az alkaloida összetételében alapvető különbségek adódnak, pl. egy-egy fontos alkaloida hiánya, és ez örökletesen tartja magát, akkor *kémiai taxon*ról beszélünk. A valódi kémiai taxonok között nincsenek külső alaktani különbségek, tehát rendszertani szempontból külalakra nem különböztethetők meg, mindössze belső, kémiai eltérések bizonyítják a fajon belüli elkülönülést. A kémiai taxon fogalma azonban vonatkozhat nagyobb rendszertani kategóriákra is, amikor egyes esetekben termőhelyi elkülönülés is fennáll. *Hegnauer*, hazánkban *Tétényi* foglalkozik behatóan a kémiai taxonokkal. Mindketten számos gyógynövény, így alkaloidás növény esetében is mutattak ki kémiai taxonokat. *Hegnauer* kémiai alapon értékelte a növénycsaládokat és az ismert fajokat – a szekunder vegyületek rokonsági kapcsolatainak a figyelembevételével. Ezzel az új szemlélettel és az egyre jobban előretörő kémiai vizsgáló módszerek felhasználásával fontos összefüggésekre mutatott rá egyes, rendszertani szempontból kritikus növénycsaládoknak a rendszerben való helyzetére.

A *külső, környezeti tényezők hatásai* közül a hőmérsékletre vonatkozólag már bemutattunk egy-két példát. Említettük, hogy a trópusokon nagyobb mennyiségben és fajszámban fordulnak elő alkaloidás növények. Ennek a jelenségnek mélyebb biokémiai okát még nem tudjuk. Arra azonban máris gondolhatunk, hogy a meleg következtében fokozottabb anyagcserével van összefüggésben. A napfény hatását egyes alkaloidákra nézve igazolták. Például *Mothes* és munkatársai a *Catharanthus roseus* vizsgálata során megállapították,

hogy a gyökér és a hajtás alkaloida-spektrumában mutatkozó különbségek főképpen a fény hatására vezethetők vissza. A csíranövény minden szervében jelentkező alkaloidák később majdnem teljesen eltűnnek, majd új alkaloidák keletkeznek. Ha növényeket szerves tápoldaton, sötétben nevelik, akkor a hajtás alkaloida-spektruma hasonló lesz a gyökéréhez. Ha a teljes növényt fényen nevelik, akkor a gyökér alkaloida-spektruma a hajtáséhoz igazodik. Hasonló megfigyelésekre jutottak más szerzők a *Lupinusok* vizsgálatánál.

A csapadékviszonyok nagymértékben módosíthatják az alkaloida-tartalmat. Egy-egy esős évjárat igen gyenge alkaloida-hozamot eredményez, még magas alkaloida-tartalmú, kinemesített növényekből is. *Vasicky* a brazíliai So Paulóban méréseket végzett arra vonatkozóan, hogy milyen mértékben lúgozza ki az alkaloidákat az eső a növényekből. A *Pilocarpus pennatifolius* brazíliai cserje alkaloida-tartalmát 1 napos eső 0,45%-ról 0,23%-ra csökkentette. A levelek az összalkaloida-tartalomnak 48,9%-át elvesztették. Vizsgálatai szerint a kilúgozódás eleinte igen gyorsan történik. Az esőperiódus elején, az első 1–2 órában a kilúgozódás 70–80%-a megtörténik. Megfigyelte, hogy a lecsepegő esővíz nagy mennyiségű alkaloidát tartalmaz, amely a talajba beszívódik, és a növény ismét felveszi a gyökérzetén keresztül.

A növények állománysűrűsége – különösen mikroklimatikus viszonyai révén – szintén befolyással van az alkaloida-tartalom alakulására. Az alkaloidás növények fiatalon gyorsabban és jobban fejlődnek sűrűbb állományban, ami számukra párásabb és védettebb környezetet biztosít. A későbbi fejlődést a szűk elhelyezés károsítja. Különösen olyan növényeken figyelhető ez meg, amelyeknek levélzete vagy hajtásvégei szolgáltatják az iparilag feldolgozott nyersanyagot. Az elágazások száma is kevesebb sűrű állományban – pl. métel maszlagon *(D. innoxia)* végzett vizsgálataink – a 40×40 cm-estől a 120×120 cm-es állományig – a következő eredményekre vezettek. A növények magassága nagyjából megegyezett a különböző állományokban. A főtengely növekedése viszont a 40 cm-es állományban a legerőteljesebb (nyurgulás). A növény átmérője fiatal korban a 40 cm-es állományban a legnagyobb, két hónapos kortól a ritkább állományokban rohamosan túlszárnyalja azt. A tenyészidő végére a 120 cm-es állomány növényeinek tőátmérője kb. kétszerese a sűrű állományénak. Az elágazások száma is 2–3-szorosa a sűrű állomány növényeinek. A levélszám tövenként 65–70-ről kb. 200-ra emelkedik. Az alkaloida-tartalom is a legritkább állomány növényeiben a legmagasabb. Ha azonban a levélhozamot az egy tőre vonatkoztatott érték helyett egységnyi területre számítjuk át, akkor az állományban szereplő tövek száma az eredményt lényegesen módosítja. Ennek megfelelően a legsűrűbb állományban van a legtöbb levél- és alkaloida-hozam – nagyobb területegységre (pl. kat. hold) számítva. A különbség gyakran 100%-os, vagy annál is több!

Az eltérő típusú másodlagos anyagokat termelő növényeken megfigyelték, hogy egyes anyagcsoportok kedvezőtlen hatással vannak egymásra. Így pl. illóolaj-tartalmú növények – ha alkaloida-tartalmúakkal váltott sorokban termesztik – egymás szekunder anyagait erősen csökkentik. Valószínűnek látszik, hogy az illóolaj-tartalmú növények kipárolgása, és az általuk teremtett speciális mikroklíma-viszonyok kedvezőtlenek az alkaloidás növényekre nézve. Bővebb magyarázatot azonban még nem tudunk adni a jelenségre.

A tápanyag-ellátottság is befolyásolja az alkaloida-képződést. A nitrogén- és foszfortartalmú műtrágyák, valamint a szerves trágyák előnyösen előmozdítják az alkaloidatermelést. Az említett elemeknek a nitrogén-asszimiláció, és az energiaátadó foszforiláló folyamatok szempontjából van nagy jelentőségük az alkaloidák képződésében is. A nitrogén fokozottabb mennyiségben jut be a növény szervezetébe, ami a N heterociklusos alkaloida gyűrűk kialakulásának is egyik előfeltétele, amit *Heger*, *Vágújfalvi*, *Schröter* és mások vizsgálatai igazoltak.

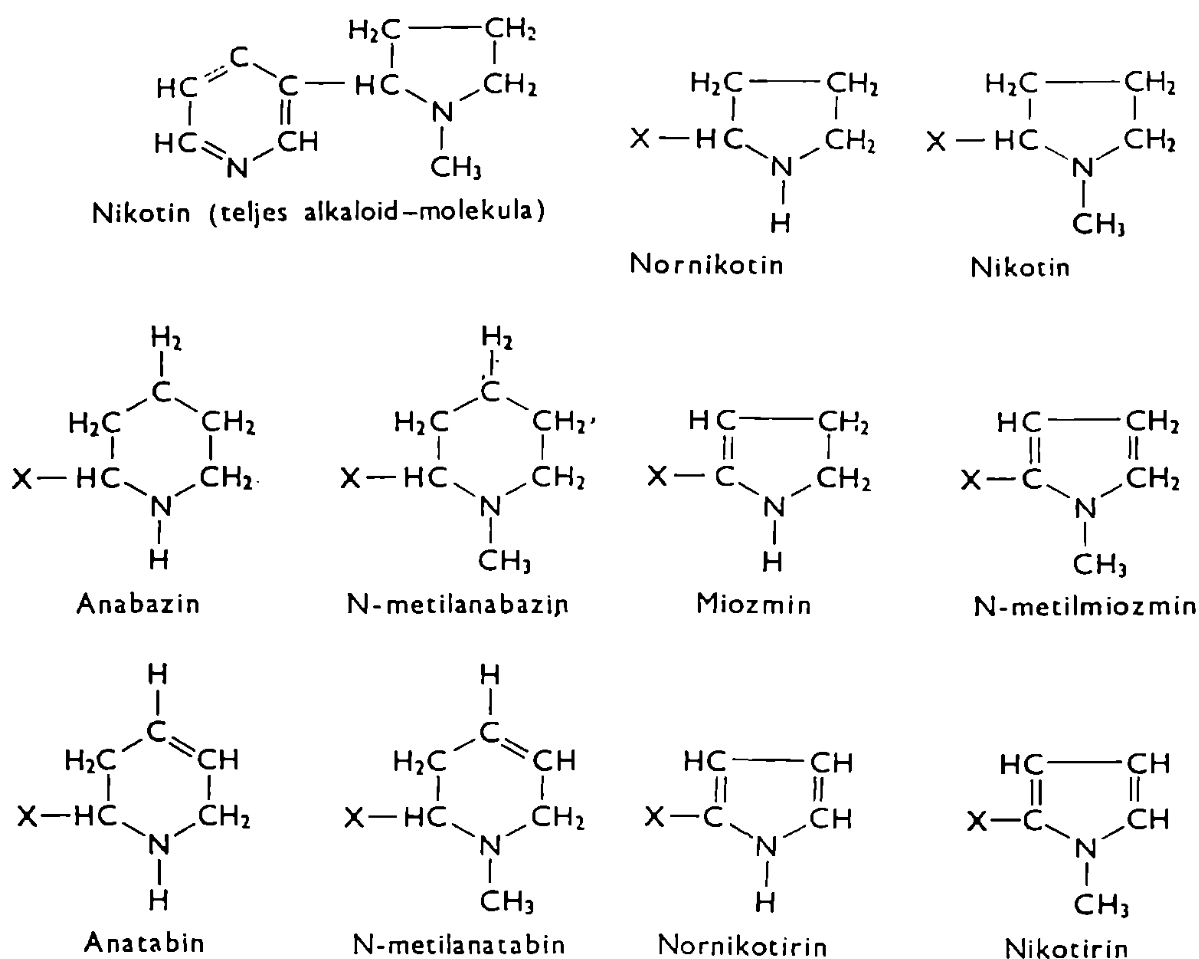
Csak néhány kiragadott példát mutattunk be arra, hogyan hatnak a környezeti tényezők és belső faktorok az alkaloida-tartalom alakulására.

AZ ALKALOIDÁK BIOSZINTÉZISE

Az alkaloidák bioszintézisénck tanulmányozása a képződési hely kutatásával indult. Hosszú ideig az a nézet uralkodott, hogy az alkaloidák a levelekben képződnek, ezért mindig a lomblevelet vették részletes vizsgálat alá. Az alkaloidás növények közül elsőnek és legkimerítőbben a dohányon végeztek kísérleteket. A levágott levelekben és hajtásokban azonban semmiféle továbbtenyésztéssel nem sikerült számottevő alkaloida-gyarapodást megállapítani. A sértetlen növény leveleiben viszont tapasztalták az alkaloidák gyarapodását a fejlődés folyamán. Megfigyelték azt is, hogy idősebb levelekben a virágzás beindulásakor csökken az alkaloida-tartalom. Más eredményekre azonban a dohánylevéllel kapcsolatos vizsgálatok nem vezettek. Csak a harmincas években, amikor – szinte egyidejűleg – *Hasegawa* japán, *Iljin* orosz, *Dawson* amerikai, *Hicke* német kutatók oltásos vizsgálatokkal kezdtek kísérletezni, akkor változott meg az eddigi eredménytelenség, és jutott a növényi fiziológia, ill. biokémia újabb perspektivikus eredményekhez. Dohány alanyra oltott nikotinmentes oltóágban, pl. paradicsomban, mindig számottevő mennyiségű nikotint találtak. Fordított esetben a paradicsomra oltott dohány oltóág gyakorlatilag alkaloidamentesnek bizonyult. Ezzel a *Nicotiana tabacum* alkaloida-szintézisének a helye gyakorlatilag bizonyítást nyert, és a gyökér funkciója is kiszélesedett. Az oltásos vizsgálatok kibővítése további meglepő eredményekre vezetett. Ugyanis, ha *Nicotiana tabacum*ra *Nicotiana glutinosá*t oltottak *(Iljin)*, azt tapasztalták, hogy annak leveleiben nem nikotin, hanem nornikotin keletkezik, ami egy metilcsoporttal kevesebbet tartalmaz. Tehát a levélben demetilálás történik. Ha a *Nicotiana glutinosá*t választották alanynak és a *Nicotiana tabacum*ot oltóágnak, akkor mindkét növényben nikotin volt kimutatható, jelezve azt, hogy a *Nicotiana tabacum* levelében a nikotin nem demetilálódik. A *Nicotiana glauca* ezzel szemben tipikus anabazinos növény, ami a nikotintól alapvázában is eltér (300. ábra.) Ha ez utóbbira oltunk *N. tabacum*ot, akkor benne is a nikotin helyett anabazin képződik, ami az anabazin alkaloida transzportját bizonyítja.

Ezek az észrevételek azt igazolták, hogy a képződési hely nemcsak a gyökér lehet, továbbá azt is, hogy a képződött alkaloida más helyre is átjuthat (transzport), és ott átalakulhat más, rokon alkaloidává. Ezt a tételt a *Datura* fajokon is bizonyítani lehetett. A *Datura stramonium* fő alkaloidája a hioszciamin, amely a gyökérben képződik, és ott jelenik meg legelőször – még a csírázó növényben. A mennyiségben utána következő rokon társalkaloida a szkopolamin, amelyet a csíranövények levelében lehetett először kimutatni *(Romeike, Verzárné)*. Ha *Datura stramonium* alanyra oltottak alkaloidamentes oltóágat, abban alkaloidák jelentek meg, a *D. stramonium* gyökerében található arányban és mennyiségben. Sőt, ha alkaloidamentes alanyra *D. stramonium* oltóágat oltottak – többszöri visszanyesés után is ki lehetett benne mutatni – bár csekély mennyiségben – alkaloidákat, ami igazolja a *D. stramonium* hajtások alkaloidát szintetizáló képességét.

A kérdés még döntőbben bizonyítást nyert a *Datura ferox* felhasználásával. E növény hajtásában mindig nagy mennyiségű szkopolamin van, a hajtásnak tehát ez a fő alkaloidája. A gyökérben viszont a hioszciamin található uralkodó mennyiségben. Ha *D. ferox* alanyra *D. stramonium*ot oltottak, benne hioszciamin volt található, ha pedig *D. stramonium*ra *D. ferox*ot, akkor a hajtásban a szkopolamin jutott túlsúlyba. A *Datura ferox* hajtása tehát a hioszciamint – amely lehet saját vagy *D. stramonium*-eredetű – átalakítja szkopolaminná. Tehát a *D. ferox* hajtásában a hioszciamin epoxidálása következik be. Mivel a *D. stramonium*ban is van szkopolamin (kevés) és a többi *Datura* fajban is található, így képződése a hioszciamin epoxidálására vezethető vissza, vagyis mindegyik *Datura* fajnak megvan az említett biokémiai képessége. Ezeket a megfigyeléseket izotópos vizsgálatokkal igazolták.



300. ábra. Különbségek a dohány társalkaloidái között

Prokoshev és munkatársai burgonyában és paradicsomban tanulmányozták a glükoalkaloidák összetételét és elterjedését, megállapították, hogy a szolanin, demisszin és a tomatin a levelekben képződik, eltérően egyes dohány- és tropánvázas alkaloidáktól.

Az alkaloidák bioszintézisének útjai egyes esetekben polifiletikusak, aminek a rokonságkutatásban ma még nem teljesen körvonalazható jelentősége lehet. A biokémia más területéről ismert folyamatok is megtalálhatók az alkaloidák kialakulása során. Ilyen alapjelenségek közé tartozik a *csoportátvitel.* Bizonyos egyszerű csoportok, ill. gyökök (pl. $-NH_2$,$-CH_3$) igazi kémiai kötésben – tehát nem adszorbtív módon – alkalmas hordozókra kapcsolódhatnak, majd ezekről ismét leválhatnak, és másokra továbbadódhatnak. Az aminosavak felépítésében – amelyek a különböző alkaloidák prekurzorai lehetnek – jelentős szerepet játszik a *transzaminálás.* A glutaminsav, az aszparaginsav és az alanin – az NH_2 csoportjaikat anorganikus sókból veszik, és ezeket meghatározott enzimek, pl. transzamináz és aminoferáz közreműködésével egyéb aminoketosavakra viszik át. Jóllehet, nem ismeretes még az összes aminosav, így főleg egyes aromás ketosavak keletkezése, mégis kimondhatjuk, hogy az NH_2 csoportok rendkívül mozgékonyak, és könnyen átvihetők.

Igen jelentős az alkaloidák bioszintézise szempontjából a metilcsoportok átvitele is. Például a növényekben gyakran előforduló társalkaloidák sokszor csak a metilcsoportok elrendeződésében térnek el egymástól. Így a dohány társalkaloidái párosával csak a N-en elhelyezkedő metilcsoportokban mutatnak különbséget (300. ábra). Feltehető tehát, hogy

egyes alkaloidák képzésében metildonátorok játszanak szerepet. Ezzel kapcsolatban *Massicot* vizsgálataira utalhatunk, amelyekben megfigyelte, hogy a mák csíranövényekbe adagolt narcein alkaloida a morfinnak majdnem teljes eltűnését eredményezte. Ezzel egyidejűleg a növényben a kodeintartalom megemelkedett. Ezt a jelenséget egyetlen más mák-alkaloida adagolásával sem tudta előidézni. Minthogy a narceinnek a nitrogénhez kapcsolódó 2 metilcsoportja van, arra gondolhatunk, hogy az említett alkaloidának metildonátor szerepe van, és hogy a csíranövényben ennek mennyisége hatással van a morfinnak kodeinné való átalakulására. *Battersby* vizsgálatai szerint a morfin nitrogén-metilcsoportja, valamint a kodein N- és O-metilcsoportjai a metionin aminosavból származtathatók. Tehát végső fokon a metionin aminosav lenne a mák-alkaloidák elsődleges metildonátora.

Igen jelentős továbbá az alkaloidák bioszintézisének menetében a gyűrűs szerkezet kialakulása. Leggyakoribbak az 5 és a 6 tagú gyűrűk, mert ezeknek az alifás prekurzorai kerülnek a leggyakrabban gyűrűzáródási helyzetbe. A rövidebb láncokból gyakrabban jönnek létre gyűrűk, mint a hosszúkból, mert ezekben növekvő mértékben érvényesül az ellentétes hatású ún. *intermolekuláris kondenzáció*, amely lánchosszabbodáshoz és nem gyűrűzáródáshoz vezet. A gyűrűzáródás szempontjából tehát fontos: 1. a molekulalánc hossza; 2. a lánctagok fajtája; 3. a kondenzációra képes csoportok kémiai természete a láncvégeken. Jelenlegi ismereteink szerint a természetesen előforduló, egyszerű 5 és 6 tagú N-heterociklusok (pl. az alkaloidák alapvázai) többnyire *intramolekuláris kondenzáció*val jönnek létre. A reakciópartnerek: aminocsoportok és karbonilcsoportok, amelyek 1–4 vagy 1–5 állásban vannak.

Nem ritkák – enzím hatására – a meglevő gyűrűk felnyílásai sem, valamint az ismételt gyűrűzáródások, amikor a képződött újabb gyűrűs vegyület, a más helyen bekövetkező záródás folytán egyszerű benzolgyűrűből heterociklussá alakul át. A 3-hidroxi-antranilsavnak enzimatikus gyűrűfelnyílását kísérletileg igazolni lehetett, és az átmeneti akroleinamino-fumársavból N-tartalmú heterociklusok létrejöttét figyelhették meg a különböző módokon történő gyűrűzáródások folytán (301. és 302. ábra). A keletkező kinolinsav vagy a nikotinsav, ill. a pikolinsav szerepet játszik az alkaloidavázak kialakításában.

Jelzett izotópokkal sikerült több alkaloidának a képződését aminosavakra visszavezetni. A triptofán aminosavból sikerült a pázsitfüvek gramin alkaloidáját, valamint számos indol-vázas, pl. az anyarozs és a télizöld alkaloidáit levezetni. Az ornitin aminosav a tropán-vázas alkaloidák, valamint prolinná alakulva a nikotin elővegyületét adja. A fenilalanin aminosav pedig a csikófark efedrin nevű alkaloidájába épül be (303. ábra). A növényvilág ma ismert alkaloidáit kémiai és biokémiai megfontolások alapján aminosav-családokba osztották be. *Hegnauer* felosztása szerint karakterisztikus aminosav-alkaloida-családok különböztethetők meg. Ezek – a hozzájuk sorolt főbb alkaloidákkal – a következők:

Fenilalanin-család:	a) egyszerű bázisok (hordenin szalszolin),
	b) benzilizochinolinok (papaverin, morfin, narkotin, berberin stb.),
	c) speciális csoport (mezembrin, likopoin, erizopin);
Triptofán-család:	a) egyszerű triptamin derivátumok,
	b) komplikált indol-bázisok (johimbin, sztrichnin stb.);
Ornitin-család:	nikotin, higrin, tropin, necin típusok;
Lizin-család:	a) piperidin derivátumok (anabazin, pelletierin, *Conium*-, *Lobelia*-, *Sedum*-alkaloidák);
	b) Papillionaceae-alkaloidák (lupinin, citizin, szpartein);
Anthranil-család:	chinolon-, akridon-, furanochinolin-típusok.

Az alkaloidák képződése tehát az aminosavak átépülésének kísérő jelensége. Ennek alapján végső fokon összefüggésben van az alapvető anyagcsere-folyamatokkal: a nitrogén-

a) COOH
CH_2
CH_2
$CH—NH_2$
COOH
glutaminsav

301. ábra. **Gyűrűzáródás alifás aminosavakból**

redukció

CHO
CH_2
CH_2
$CH—NH_2$
COOH
glutaminsav
γ-szemialdehid

$CH_2—NH_2$
CH_2
CH_2
$CH—NH_2$
COOH
ornitin

oxidáló dezaminálás

H_2C——CH_2
HC=N—CH—COOH
Δ_1 Pirrolin-
5-karbonsav

H_2C——CH_2
H_2C—N—CH—COOH
H
Prolin

b) NH_2
CH_2
CH_2
CH_2
CH_2
NH_2
Putreszcin

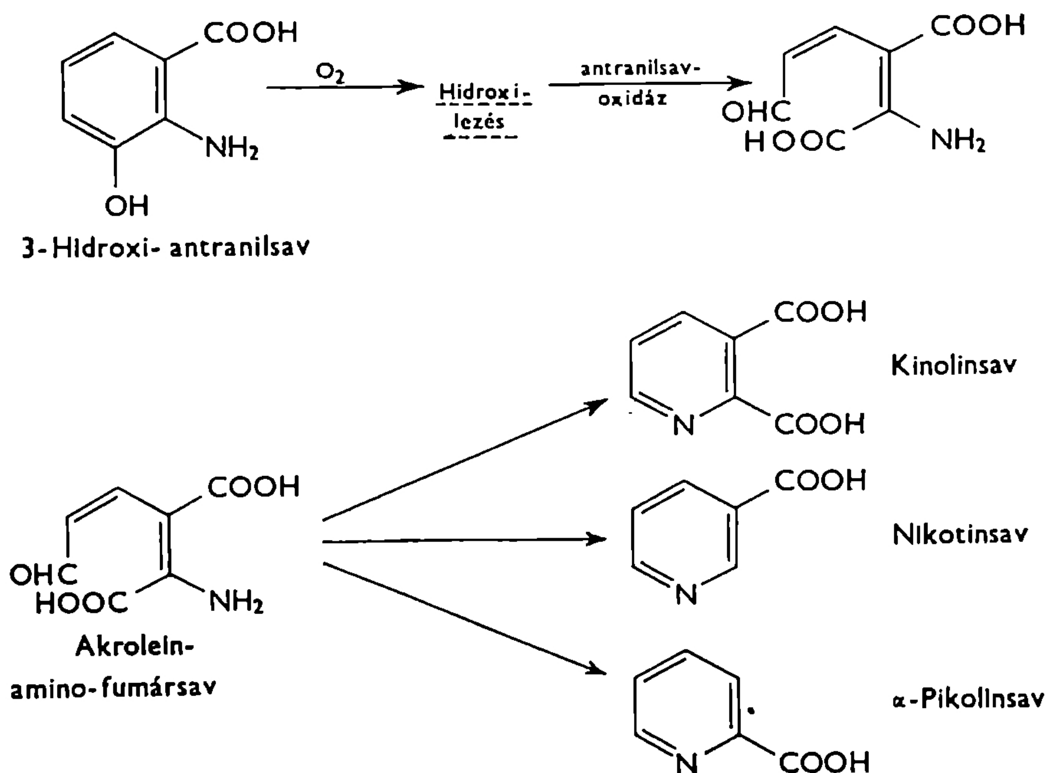
H_2C——CH_2
H_2C—N=CH
Δ^1-Pirrolin

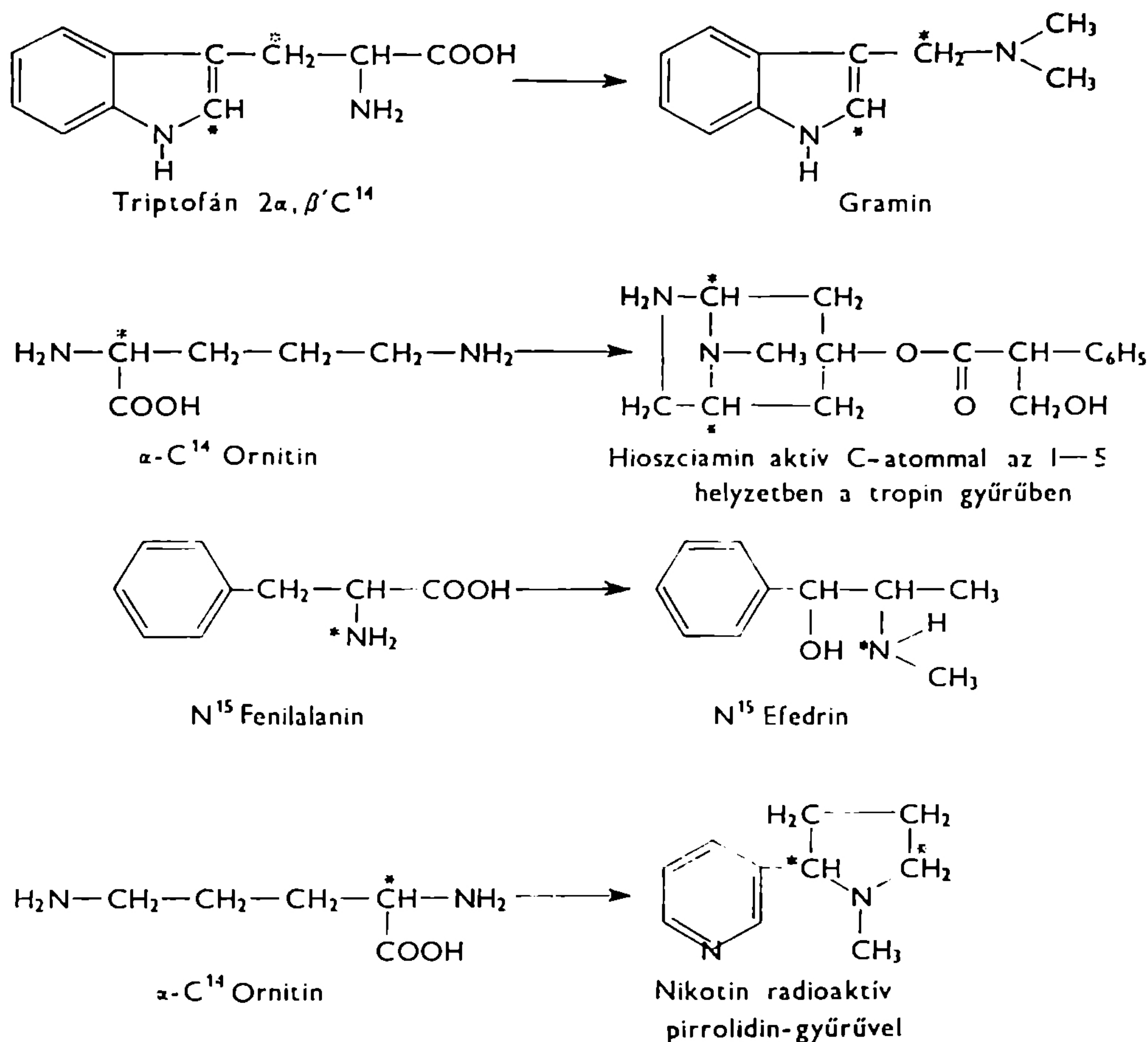
c) NH_2
CH_2
CH_2
CH_2
CH_2
CH_2
NH_2
Kadaverin

Diamino-
oxidáz

N
Δ^1-Piperidin

302. ábra. **Gyűrűmegnyílás és átrendeződés mint a másodlagos növényi anyagcsere fontos lépése**





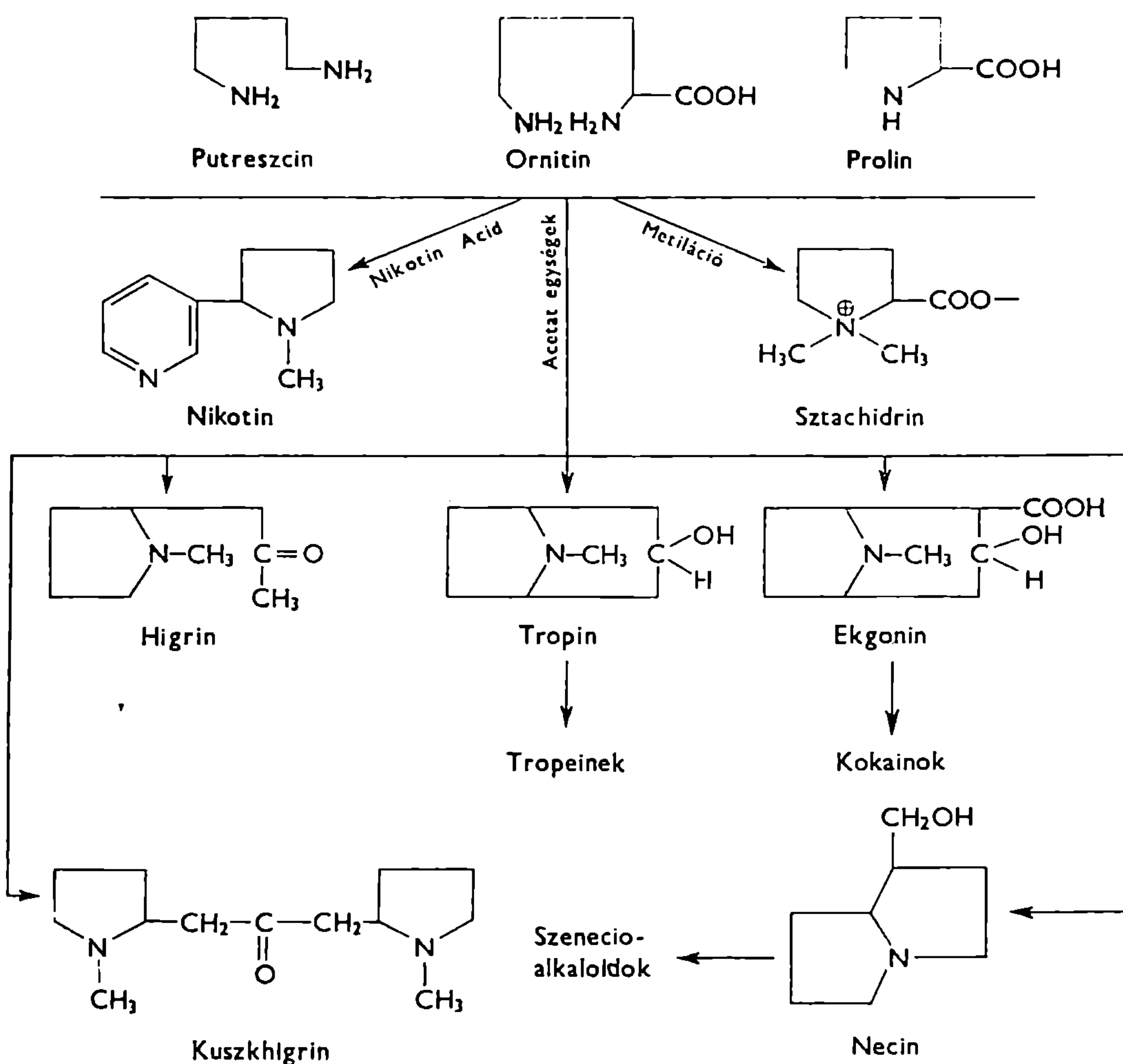
303. ábra. Radioaktív aminosavak beépülése alkaloidákba

asszimilációval (aminosav- és fehérjeképzés), valamint a fehérje lebontásával. De közvetett kapcsolata van a széndioxid-asszimilációval is – az ATP–ADP energiaátadó rendszeren és az asszimiláták lebontásakor keletkező acetát, ill. mevalonsav és más intermedier vegyületeken keresztül, amelyeknek az alkaloidavázak kialakításában az aminosavak mellett szerep jut.

A növényi anyagcsere folyamán keletkező aminosavak, enzimek közreműködésével – különböző csoport-átvitelek révén – átalakulhatnak egymásba vagy újabb aminosavakká, és alkaloidák képződéséhez vezethetnek. A folyamatban az aszparagin- és glutaminsavnak vezető szerepe van. Ezek kiindulásul szolgálnak arginin, ornitin és egyéb aminosavak képződéséhez. A szükséges energiát – *Reuter* vázlata szerint – az adenozindifoszfát - (ADP) és adenozintrifoszfát- (ATP) enzimrendszer szolgáltatja. További csoportátvitellel glicin, kanalin lizin, húgysav képződhet, más úton pedig (gyűrűzáródással) prolin, valamint sztachidrin, nikotin, hioszciamin alkaloidák, ill. ezek alapvázai jöhetnek létre (304. ábra, 456–457. old.).

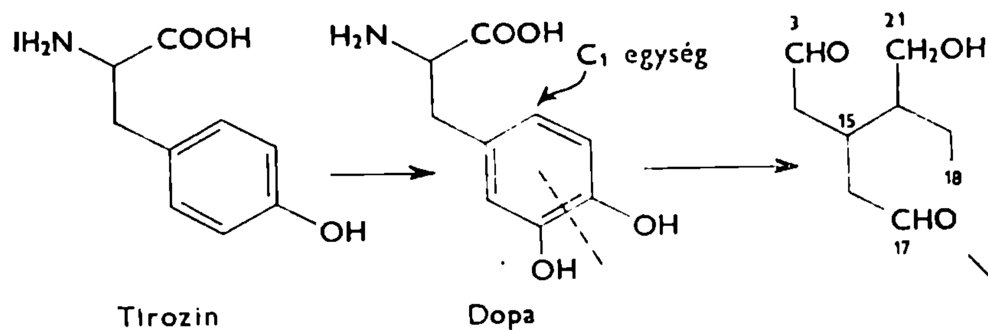
Az utóbbi évek izotópos vizsgálatai bizonyították be egyre szélesebb körben a fentebb már említett acetát és mevalonsav részvételét számos alkaloidaváz kialakításában. A tropán alkaloidák bioszintézisében az ornitin aminosav mellett az acetát vesz részt a tropánváz létrehozásában. A 305. ábrán láthatjuk, hogy az acetát helyett a nikotinsav felhasználásával az ornitinből egyes növények a nikotint vagy a higrin típusú alkaloidákat alakítják ki, míg mások metilezéssel a sztachidrint és a kokain alkaloida-típust (l. tovább a 305. ábrát).

A *Rauwolfiá*ban keletkező *ajmalin* indolvázas alkaloida radioaktív izotópok felhasználásával szintén több úton és összetevőből alakulhat ki. Prekurzorként jön számításba egyrészt a triptofán aminosav; a váz további kialakításában részt vesz a tirozinból levezethető DOPA (dezoxifenilalanin), ismét más részét építi fel a bonyolult alkaloidavváznak a mevalonsav, esetleg a prefénsav, sőt egyes hipotézisek szerint az acetát (306. ábra).

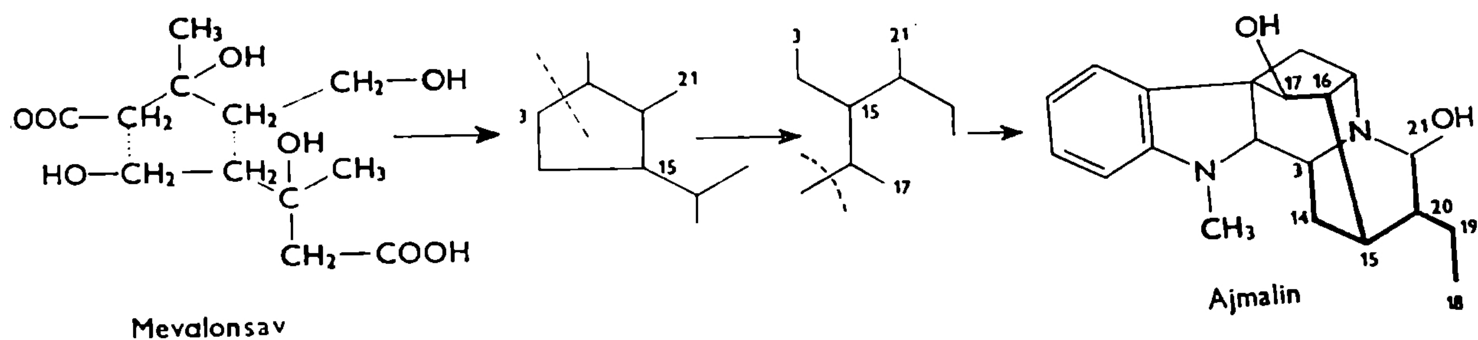


305. ábra. Ornitin eredetű alkaloidák levezetése

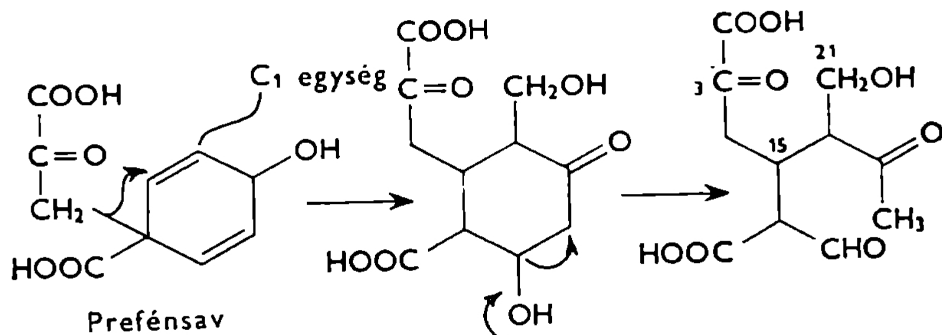
II. Woodward hipotézise



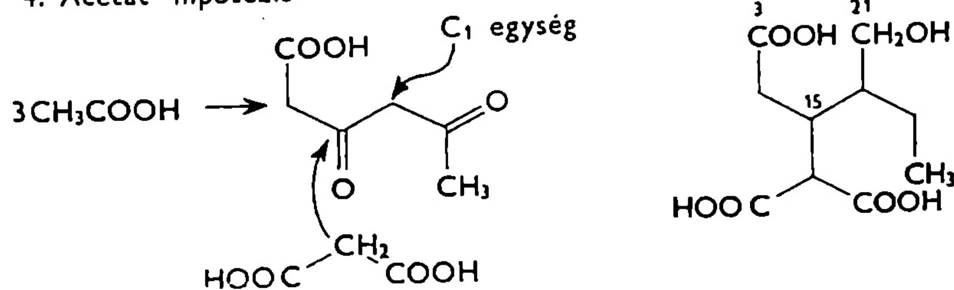
2. Monoterpén hipotézis



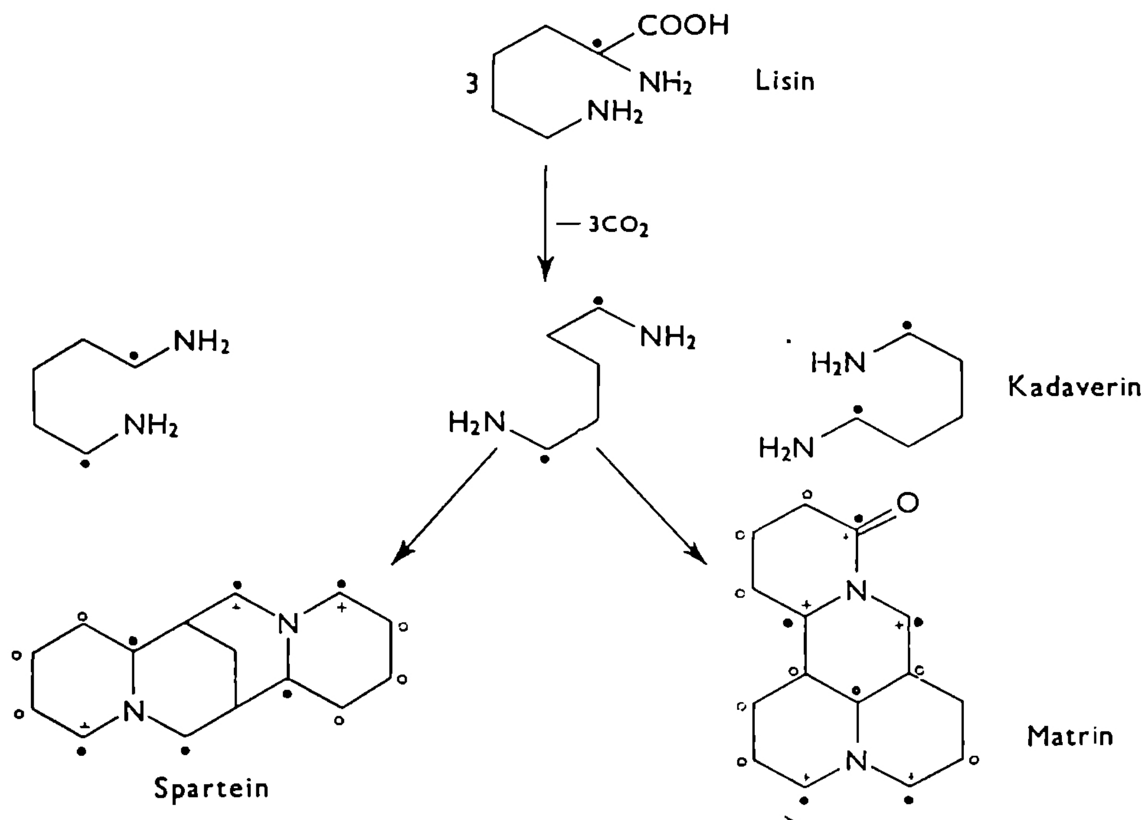
3. Prefénsav hipotézis



4. Acetát hipotézis



306. ábra. Az ajmalin alkaloida C–9 egységének eredetére vonatkozó elméletek



307. ábra. A lupinusz-alkaloidák bioszintézise: ● = várt radioaktivitás; + = talált radioaktivitás; O = inaktív terület

A keserű csillagfürt egyik jelentős alkaloidája a *spartein*, amelynek bioszintézisét – a lizin aminosavból és a cadaverin diaminból – *Schütte* derítette fel. A várt és a talált radioaktivitási helyek, valamint az inaktív helyek a következő ábrán vehetők szemügyre (307. ábra).

Ma már hosszú sorát állíthatnánk össze azoknak a reakcióknak, amelyek vizsgálatával az ezernél is több alkaloida bioszintézisének menetét tisztázzák. Egyik-másik alkaloida képződésének útját lépésről lépésre feltárták. A *hogyan* tehát már egyre világosabb előttünk, csak a *miért* maradt még homályban.

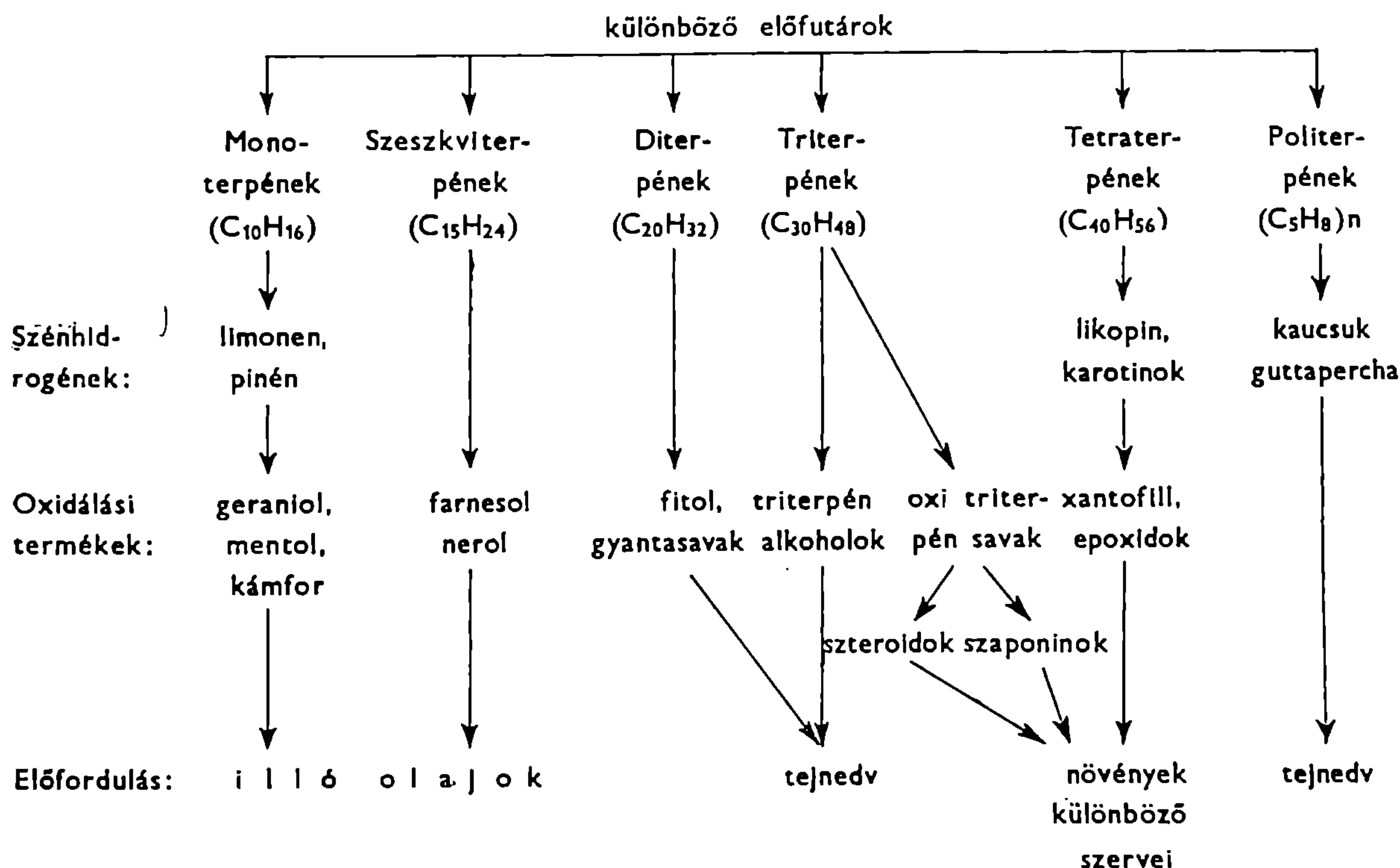
TERPÉNEK A NÖVÉNYI SZERVEZETBEN

A másodrendű növényi anyagoknak igen gazdag és sokrétű csoportját alkotják a *terpén*ek. Az állati szervezetben előfordul ugyan néhány típusuk, pl. a koleszterin. De ezek korántsem olyan sokfélék, mint a növényvilágban, ahol alig találni fajt, amelyben ne lennének különböző terpén származékok, főleg karotinoidok, szterinek, és a klorofill kialakításában is szereplő fitol. Terpén származék többek között az E- és a K-vitamin, valamint a kaucsuk, továbbá a változatos illatanyagokat szolgáltató illóolajok is.

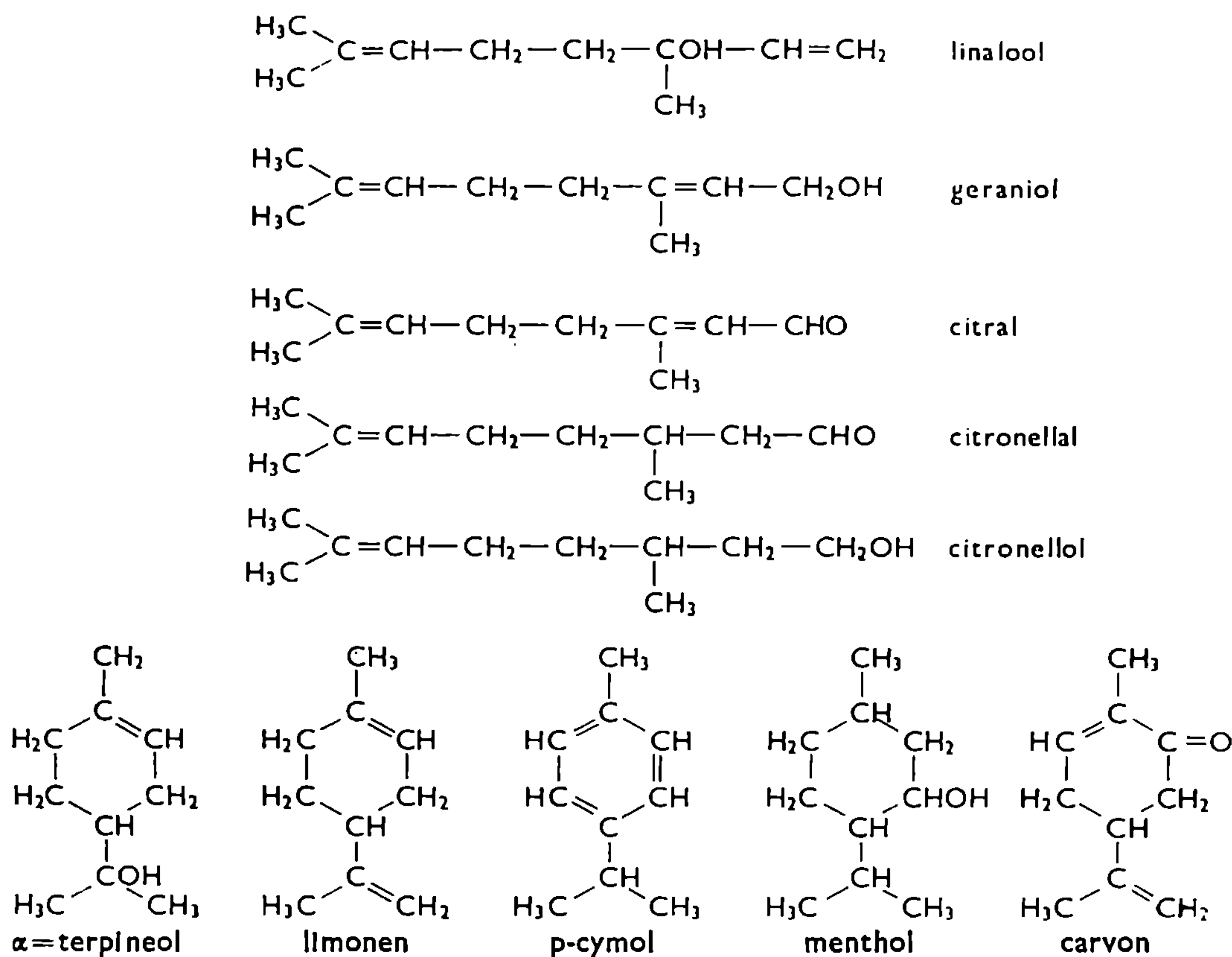
Elméletileg a terpének az 5 szénatomot tartalmazó izoprénből (C_5H_8) származtathatók. Hosszú ideig bioszintézisük valódi menetének felismerésében komoly akadályt is jelentett

ez az elméleti, ill. szerves kémiai megállapítás (308. ábra). Jóllehet, a bonyolultabb terpének izoprén egységekre vezethetők vissza, mégsem lehet belőlük származtatni az élő növényben levő különböző terpenoidokat. Az izoprén-elmélet éppen olyan *zsákutca* volt a terpén-bioszintézisben, mint a formaldehid-elmélet a széndioxid-asszimiláció folyamatának a megismerésében. Csupán a legújabb kutatási eredmények nyújtanak kísérletileg alátámasztott adatokat a terpének képződéséről és egyben bizonyítják a zsírsavak, a szteroidok és a kaucsuk képződéséhez vezető utak közös gyökereit.

A terpénképződés aktivált ecetsavnak (acetil–CoA) acetoacetil-koenzim-A vegyületté történő kondenzációjával kezdődik. Abban az esetben, ha a kondenzáció terminális folytatódásához megvannak a feltételek, akkor egyenes láncú zsírsavak jönnek létre, ha pedig az acetoacetil–CoA karbonil csoportja raegál egy másik CoA-val, – oldallánc alakul ki. Ez utóbbi esetben víz és széndioxid lehasadásával a metilkrotonil–CoA intermedier vegyület keletkezik, amelyben a szénatomok elrendeződése izoprén jellegű. Ezzel a felismeréssel mód nyílt arra, hogy a szinte áttekinthetetlen terjedelmű növényi terpénszármazékokat a szénhidrát-anyagcseréhez csatolják. Bioszintézisük az ecetsav-kondenzáció egyik variációjának mutatkozik, koenzim–A közvetítésével. Az izoprén, ill. izopentán elrendeződésű egységek további kondenzációval kialakítják az alifás és ciklikus terpenoidokat. (A β-metilkrotonsav típusú 6 izopentán egység kapcsolódása a *szkvalen* képződéséhez vezet, amely a szteroidok elővegyülete, 8 egység kondenzációjából pedig a karotinoidok tetraterpén váza alakul ki, míg *x* egység kondenzációjából politerpének (kaucsuk)



308. ábra. A terpének osztályozása a szénatomok száma szerint

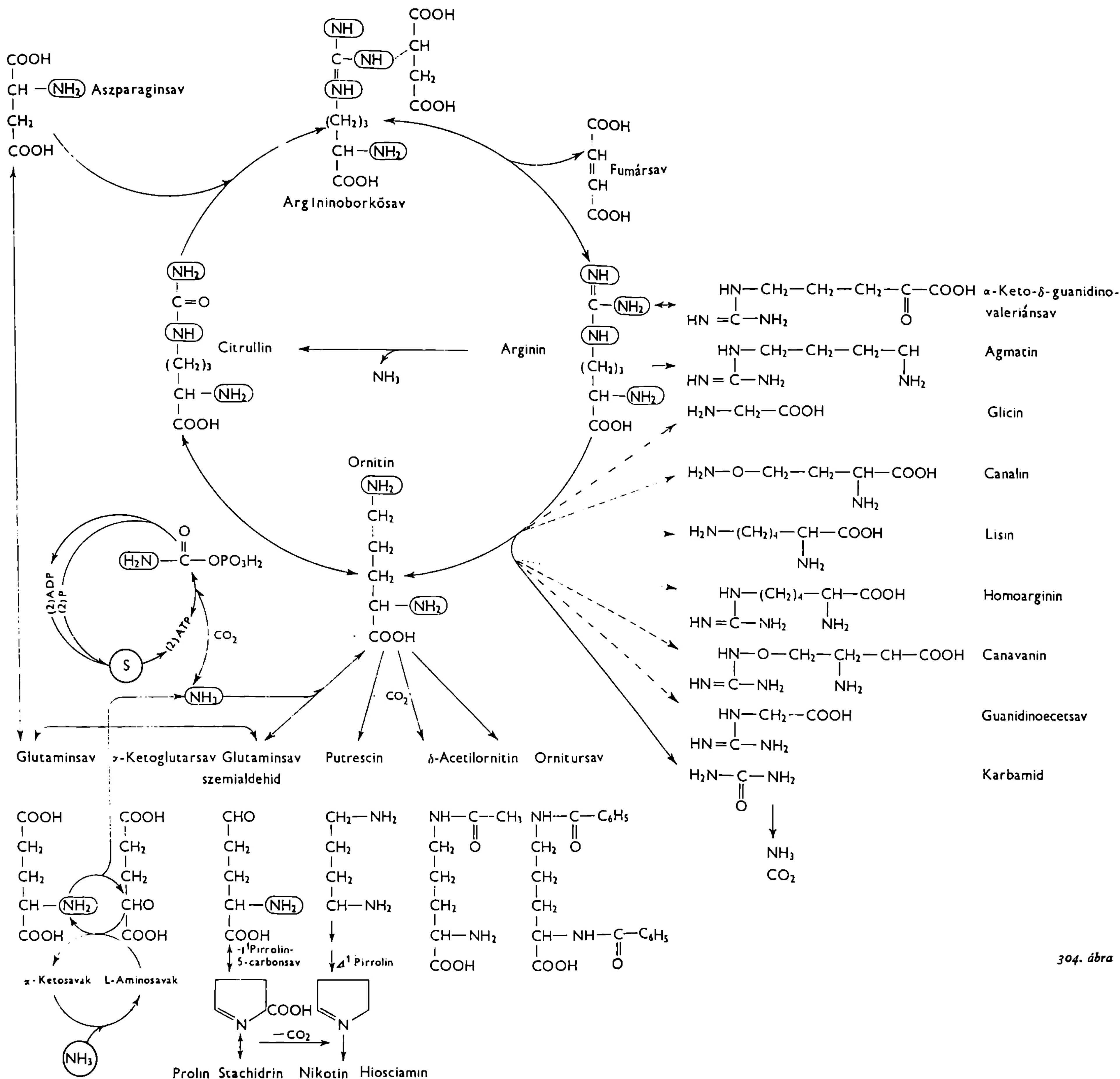


309. ábra. A legismertebb (fent) alifás monoterpének, és (lent) ciklikus terpének

jönnek létre. Ezzel nagyvonalakban megoldottnak látszott a terpén-szintézis menete a növényvilágban.

Az utóbbi évek radioaktív izotópos vizsgálatai azonban arra hívták fel a figyelmet, hogy az acetecetsavon és β-metilkrotonsavon kívül hasonló jó beépülést mutat a szterinekbe és karotinoidokba a C^{14} β-metil-glutársav, valamint izovaleriánsav is. A további vizsgálatok *(Ruhland)* pedig azt igazolták, hogy mindezeket sokszorosan felülmúlja egy másik valeriánsav-származék: a *mevalonsav* vagy annak a laktonja. Ez tehát az igazi prekurzor. Rövid időn belül számos terpénbe sikerült a beépülését nyomon követni. Az acetil–CoA és acetoacetil–CoA primér jelentősége továbbra is megmaradt. A reakcióláncban már csak az összekötő lépés ismerete hiányzott a mevalonsav felé. Ezt *Lynen* 1958-ban találta meg a β-metilhidroxi-glutaril–CoA vegyületben. Rövidesen ennek enzimatikus redukcióját is bizonyítani tudták mevalonsavvá, ami az utolsó láncszem volt a hosszú biogenetikai sorban a terpén-szintézis felé. A mevalonsav beépülését alacsony és magas értékű terpénekbe egyaránt igazolták, s ma már kétségtelen, hogy elővegyülete a sokféle, fiziológiai szempontból rendkívül jelentős terpénvegyületnek.

A terpének elnevezése még ma is az izoprén alapegységre, ill. ennek kétszeresére vezethető vissza. *Monoterpének*nek nevezik a két izoprén egységet tartalmazó vegyületeket ($C_{10}H_{16}$), *szeszkviterpének*nek a 3 alapegységből állókat és így tovább (309. ábra). Minden


Aszparaginsav
Argininoborkősav
Fumársav
Citrullin
Arginin
Ornitin
α-Keto-δ-guanidino-valeriánsav
Agmatin
Glicin
Canalin
Lisin
Homoarginin
Canavanin
Guanidinoecetsav
Karbamid
Glutaminsav
α-Ketoglutarsav
Glutaminsav szemialdehid
Putrescin
δ-Acetilornitin
Ornitursav
α-Ketosavak
L-Aminosavak
Δ¹ Pirrolin-5-carbonsav
Δ¹ Pirrolin
Prolin
Stachidrin
Nikotin
Hiosciamin

304. ábra

terpén közös ismertető jele, hogy periodikusan visszatérő kettős kötések vannak bennük, és éppúgy periodikusan csatlakozó metilcsoportok. A terpének igen változékony vegyületek. Ez elsősorban a telítetlenségre és a kettős kötésekre vezethető vissza. Számos terpén beavatkozás nélkül is oxidációra hajlamos. Az egyszerűbbek könnyen polimerizálódnak és gyantákat vagy hozzájuk hasonló produktumokat alkotnak. A kettős kötések enyhe behatásokra eltolhatók, ami keletkezésük után a növényi sejtben is könnyen végbemegy. Az alifás terpéneken könnyen bekövetkezhetnek gyűrűzáródások. Például csupán állás közben végbemehet a láncszerű citronellál-gyűrű záródása, ami izopulegol terpénalkohol keletkezését eredményezi. Sok esetben nehéz megállapítani, hogy az élő sejtben milyen terpének fordultak elő, és melyek keletkeztek belőlük a kémiai vizsgálat során.

A terpének többnyire *exkrétum*ok (váladékok). Kiválasztásuk és megőrzésük, ill. elraktározásuk sokszor különleges és speciális berendezésekben történik. A legegyszerűbb esetben a színtestek zárványaiként fordulnak elő, pl. mint karotinoidok, gyakran kiterjedt szövetekben. Ilyen a sárgarépa raktározó gyökerének alapszöveti parenchimája, vagy a paprika termésfala. Más esetben idioblasztikus sejtekben, vagy mirigyszőrökben, valamint váladéktartó járatokban gyűlnek össze, pl. a levendula virágain fejlődő mirigyszőrök, vagy a citrom termésfalának váladéktartói. A kaucsuk pedig tejnedvtartó sejtekben, csövekben, vagy sok sejtből alakult tejedényekben válik ki. Fiziológiai szerepük és jelentőségük vegyületcsoportonként eltérő, és csak részben van tisztázva. Részletesebben az egyes fejezetekben szólunk róluk.

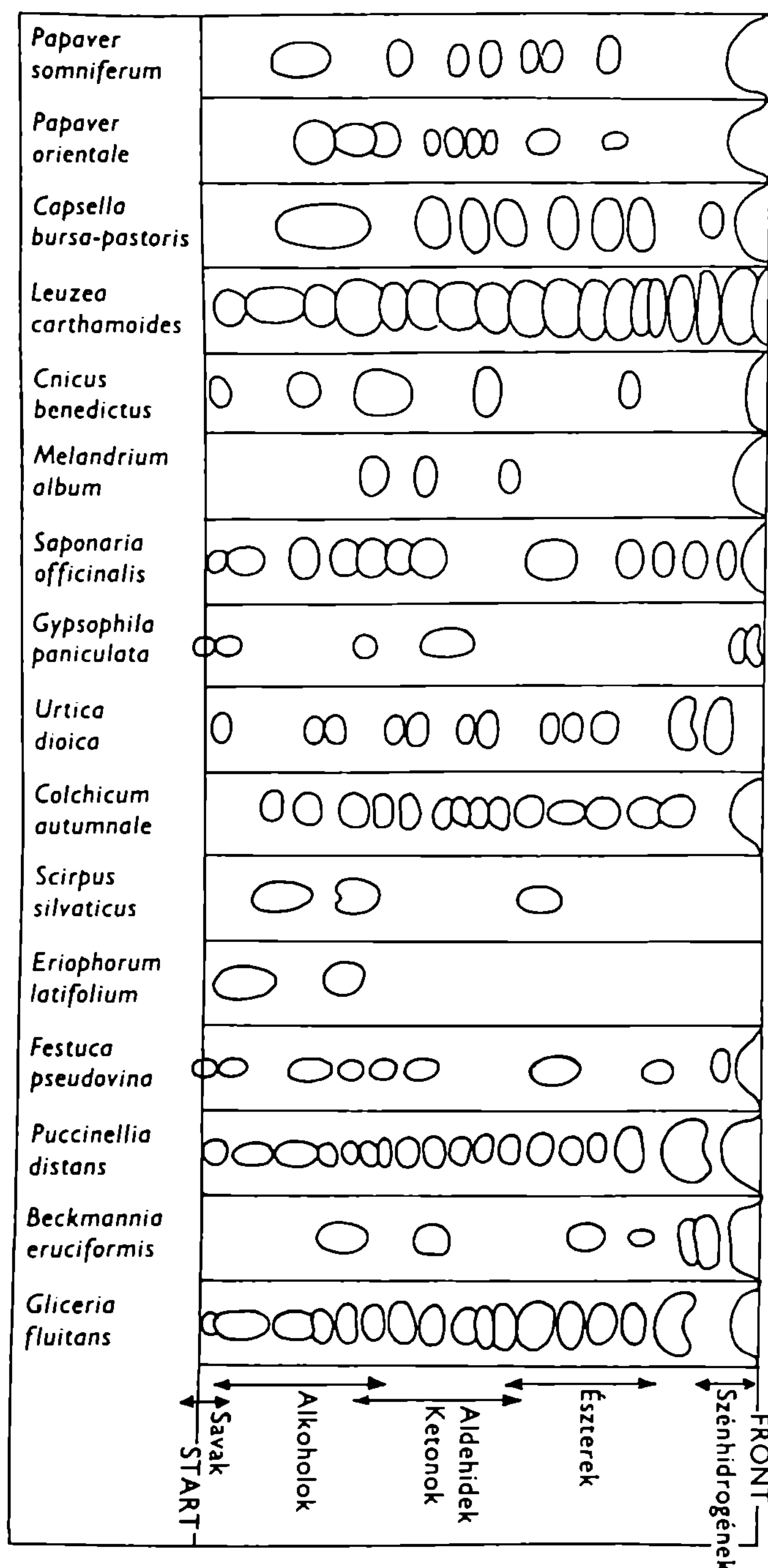
ILLÓOLAJOK A NÖVÉNYVILÁGBAN

Az illóolajok a növényvilágban általánosan elterjedt vegyületek. A rózsa vagy a gyöngyvirág jellegzetes, kellemes illatát ki ne ismerné? Vannak kellemetlen szagú illóolajok is, amilyen pl. a foltos bürök poloskaszaga, vagy egynémely gomba bűzös, rothadó szaga, ami távol tartja az embert és állatot egyaránt ezektől a növényektől. Már az alacsonyabbrendű növényekben is találunk szórványosan illóolajokat. A zuzmóktól, gombáktól kezdve egyre több családban és növényfajban fordulnak elő. Kimondhatjuk, hogy vannak ún. illóolajos családok, amelyek legtöbb fajában tetemes mennyiségben találhatók. Ilyenek az ajakosok *(Labiatae)*, a rutafélék *(Rutaceae)*, a fészkesek *(Compositae)*, a liliomfélék *(Liliaceae)*, a rózsafélék *(Rosaceae)* stb. A növényi illóolajok a mono- és szeszkviterpének köréből kerülnek ki. Vannak közöttük alifás és ciklikus vegyületek egyaránt. Egy-egy növény illóolaja rendszerint nem egy vegyületből áll, pl. mellékelten láthatunk ilyen kromatogramot a 310. ábrán.

Az egyre finomabbá és érzékenyebbé váló vizsgálati módszerek segítségével mind több növénycsaládban és fajban sikerült illóolajokat kimutatni. Például *Vágújfalvi* és *Tyihák* 27 növénycsalád 45 nemzetségéhez tartozó 50 olyan fajban találtak illóolajokat, amelyeknek föld feletti szerveiben ez ideig nem írtak még le ilyeneket.

Az illóolajok a növények különféle szerveiben lehetnek, sőt előfordulhat, hogy egy növénynek minden szervében más-más összetételű illóolaj van. Például a macskagyökér gyökerében egy állás közben kellemetlen szagúvá váló illóolaj képződik, míg virágjának igen kellemes szegfűillata van. Vannak növények, amelyeknek képződő illóolaja gyantával keveredik. A gyanta feloldódik benne, és folyékony *balzsam* jön létre. Különösen a trópusi növényekben találni gyakran balzsamokat, pl. kopaiva, tolubalzsam stb.

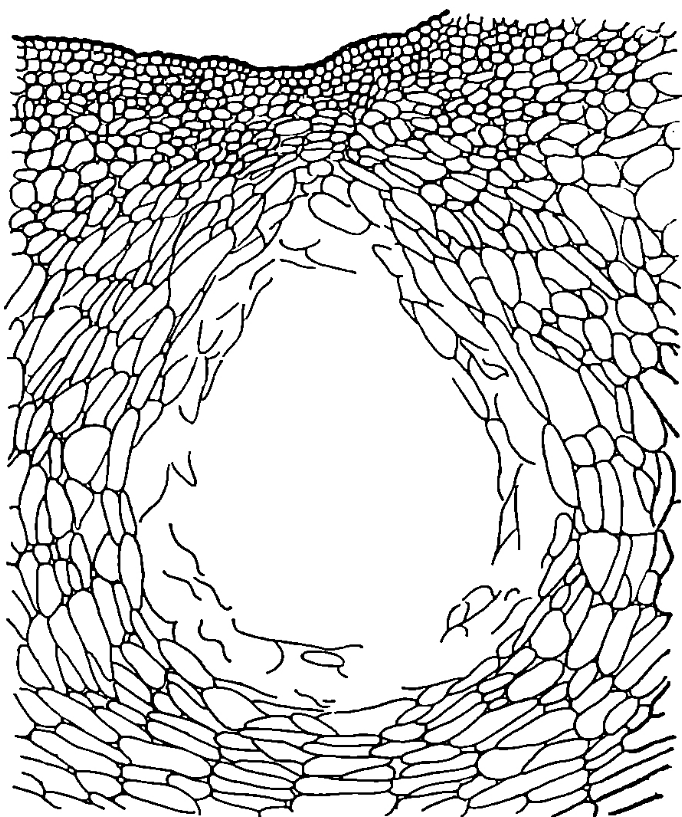
Igen gyakran sajátságos kiválasztó szövetekben halmozódik fel az illóolaj. A citromfélék termésfalában oldás révén keletkező hatalmas járatokban válik ki (311. ábra). Az ajakos-



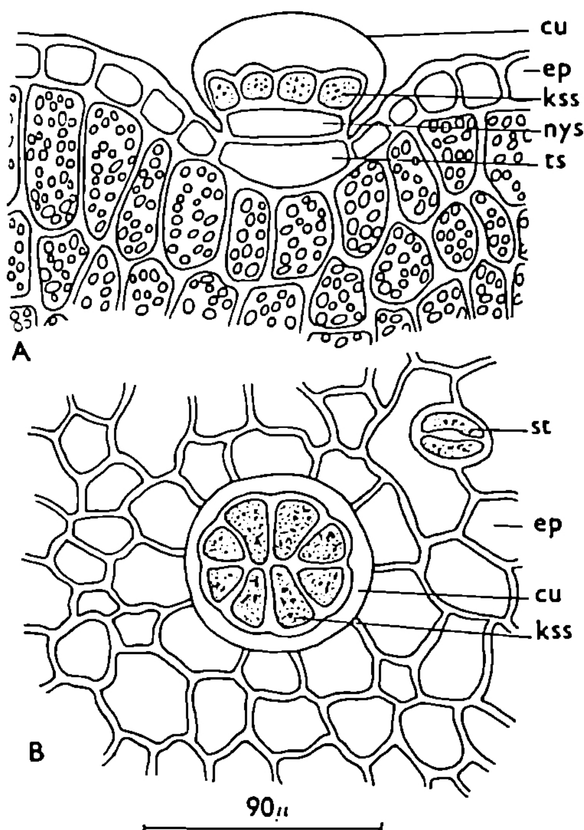
310. ábra. Különböző növényfajok illóolaj-kromatogramjai

virágúak családjára pedig a több sejtű nyélből és több sejtű fejből álló mirigyszőrök jellemzők. Ilyenekben választódik ki a levendula illóolaja vagy a kakukkfű, menta stb. jellegzetes illatanyaga. A mirigyszőrök növénycsaládban nagyjából megegyezően szerveződnek (312. ábra). Ezért az ajakosak (*Labiatae*) családját anatómiai vizsgálattal (a levél bőrszövete alapján) könnyen és eredményesen lehet azonosítani. A mirigyszőrök fejének sejtjei választják ki az illóolajat, és az őket borító kutikula alá préselik. Száraz időben – a nagy belső nyomás következtében – könnyen felrepedhet a kutikula, és az illat szétterjed.

A legújabb elektronmikroszkópos vizsgálatok az illóolaj képződésének finomszerkezeti vonatkozásait is feltárták. A menta-levél mirigyszőreiben egy-egy kiválasztó sejten belüli – *Amelunxen* szerint – az illó olaj kiválása jellegzetes „pelyhesedés"-sel kezdődik. A citoplazma meghatározott helyein figyelhető meg ez a jelenség, ami idővel a laza fonálállomány tömörülésé-hez vezet, s végül kialakul az elektrondenz illóolaj-test. A macskagyökér (*Valeriana officinalis*) gyökerében is intenzív illóolaj-képződés megy végbe. Itt azonban nem alakulnak ki különlegesen szerveződött kiválasztó rend-



311. ábra. A citrom termésének oldódással képződő illóolaj-járata



312. ábra. A mentalevél mirigyszőre felül- és oldalnézetben

szerek, mint a mirigyszőr vagy illóolaj-járatok. A fiatal gyökérben mégis többféle illóolaj-kiválasztás figyelhető meg különböző szövettájakban. A régóta ismeretes hipodermisz-olaj mellett a hipodermisz közelében levő kéregszövetben és a gyökérsüvegben két, különbözőképpen létrejövő olajtest található. Az ún. kéregolaj, intraplazmatikus vakuólumokban kezd kiválni, míg a kaliptraolajtest a plazmában iniciálódik, s annak felszakadása után, megnövekedve közvetlenül a sejtfalhoz illeszkedik. *Sárkány* és munkatársainak vizsgálata szerint a finomszerkezeti elemek közül az endoplazmatikus retikulum, továbbá a diktioszómák közreműködését feltételezhetjük az az olajkiválasztásban.

Az illóolajokra is jellemző számos olyan megfigyelés, amelyekről az alkaloidákkal kapcsolatban már írtunk. Ilyen a környezet hatása az illóolaj képződésére. A különböző földrajzi tájegységek talajösszetételüknél, napfénytartamuknál és csapadékviszonyaiknál fogva erősen befolyásolják a képződő illóolaj mennyiségét és minőségét. Például hazai viszonylatban *Máthé* és munkatársai végeztek széles körű vizsgálatokat egyes illóolaj-tartalmú növények tájankénti produkciójára nézve. A cickafark *(Achillea millefolium)* hazánkban a legnagyobb prokamazulén-tartalmat a mellékelt táblázat szerint a Nagyalföldön és Tiszántúl éri el.

Jelentős eredményeket hozott a gyógyászati szempontból igen fontos és kedvelt kamilla magyarországi termőhelyi és hatóanyag-vizsgálata is. A kamilla hazánk egész területén előforduló növény. Gyógynövényexportunkban napjainkban is a legszámottevőbb cikk. Külföldi piacokon jó hírneve van, igen keresik. Felhasználják hivatalos drogként, a népgyógyászatban és a kozmetikában egyaránt. Fészekvirágzatában halmozódik fel illóolaja, amely lepárolva kék színű *(azulén)*. A gyulladáscsökkentő hatóanyaga mellett

19. táblázat

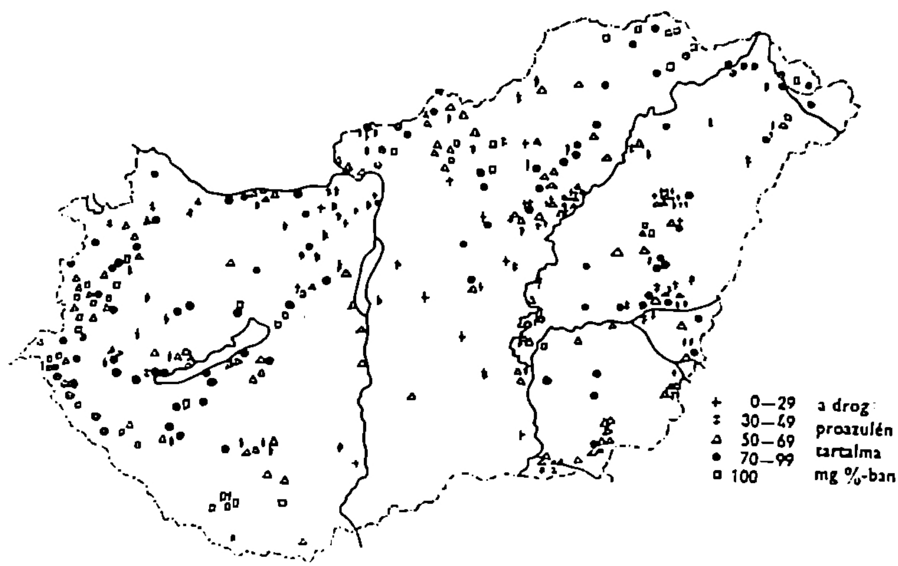
AZ 1961. ÉVI PROKAMAZULÉN-TARTALOM ALAKULÁSÁNAK TÁBLÁZATA

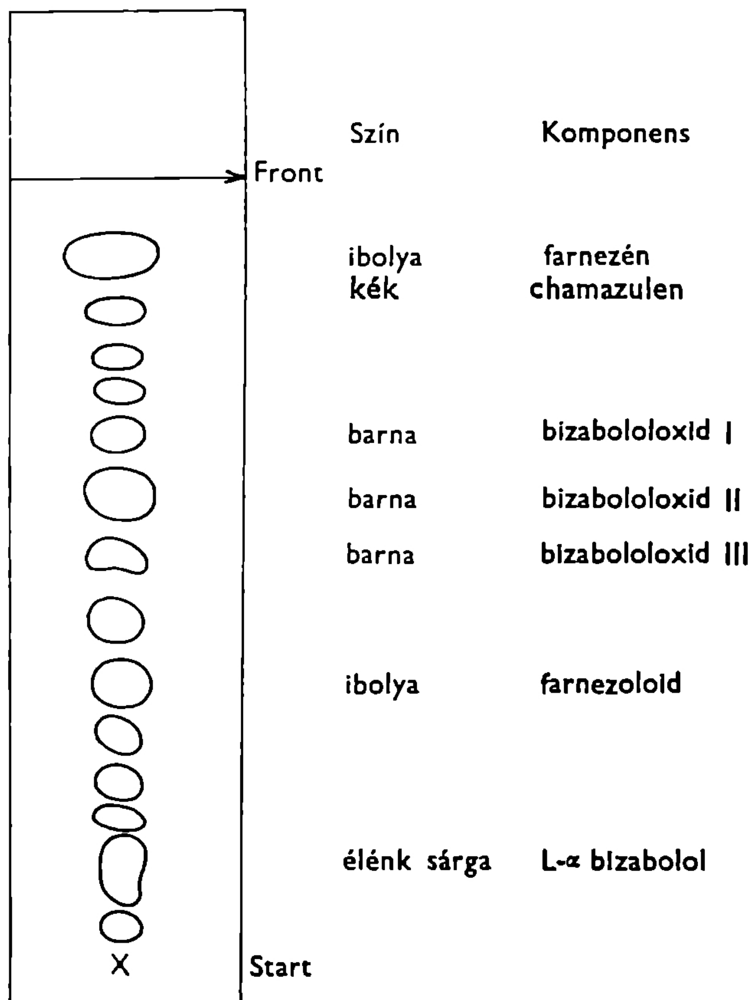
Táj	Hónap	Nap	Prokamazulén átlag	Csoport átlag
Duna–Tisza köze	VIII.	5	2,66	
Tiszántúl	IX.	12	2,54	2,54
Tiszántúl	VIII.	3	2,49	
Tiszántúl	VII.	8	2,48	
Északkelet M.	VI.	4	1,94	
Középhegység	VI.	14	1,80	
Dunántúl	VI.	5	1,72	1,82
Kisalföld	VII.	12	1,46	
Középhegység	VII.	24	1,05	1,19
Dunántúl	VII.	20	1,06	
SzD 5%			0,56	

újabban más terpénszármazékokat és egyéb vegyületeket is kimutattak benne, amelyek valószínűleg szerepet játszanak egyedülálló hatásában. Ilyenek a bisabolol, farnesen, apigenin, cholin stb. 1959–61 között hároméves országos vizsgálat során *Máthé* megállapította, hogy a kamilla mind a tájak, ill. tájkörzetek, termőhelyek, mind az évjáratok különbözőségeire, eltéréseire megjelenésben (alakban) és hatóanyagában tág határok között reagál. Az előző évi őszi és az azévi tavaszi esőzés kedvezően befolyásolja az azuléntartalom alakulását; ugyanígy a nyári meleg napok száma is. A tavaszi fagyok azonban nagymértékben károsítják azt. A talaj pH-igénye szempontjából a kamilla inkább a gyengén savanyú kémhatást kedveli. Az a korábbi állítás, hogy a kamilla a szikeseken érzi magát a legjobban, nem bizonyult helyesnek. Ott csak konkurrens nélkül él, de a hatóanyag-tartalma és fejlődése egyaránt csökevényes. Az ország egész területére vonatkoztatva a 313. ábra térképen mutatja a jó és gyenge kamillatermő helyeket. 3 éves ismétlésben 408 termőhelyről végzett vizsgálatok azt az eredményt adták, hogy a legnagyobb azuléntartalom mindig a Dunántúlon gyűjtött anyagban található. Sorrendben utánakövetkeznek a magyar Középhegységből származó minták, és utolsónak áll a rangsorban a Tiszántúl szikes vidéke. Az illóolajtartalom fokozását egyes kutatók vegyszeres (kolchicines) poliploidálással igyekeztek elősegíteni. Poliploid kamillát pl. több országban is előállítottak; hazánkban *Sárkányné* ért el hasznosítható eredményeket.

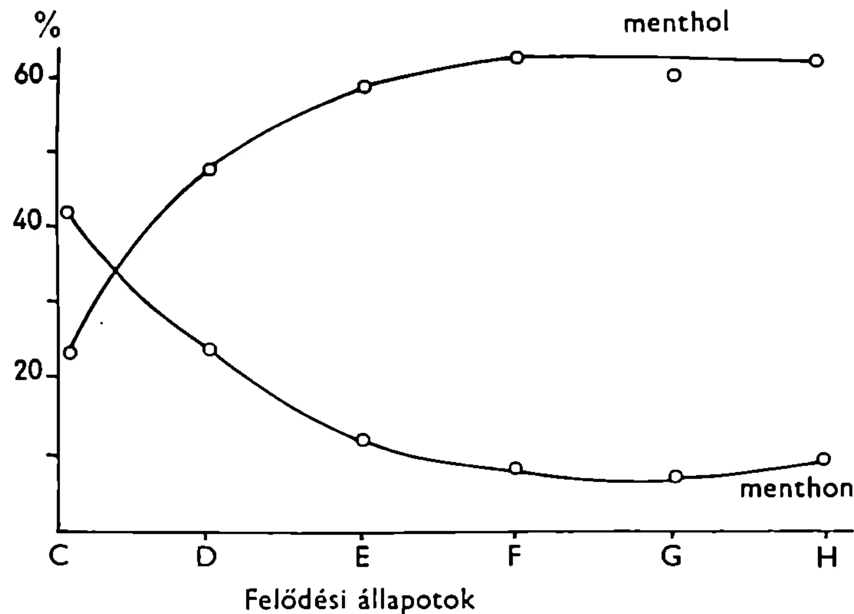
Az illóolaj összetevőinek változatossága és sokfélesége egyes illóolaj-tartalmú növényfajokban ún. *polikemizmus* kialakulásához vezethet. A *Mentha longifolia* nagy areájú faj. Főleg közép-európai-kontinentális elterjedtségű. Széles elterjedésének megfelelően morfológiája is igen változatos. *Tétényi* és *Vágújfalvi* 43 hazai lelőhelyről gyűjtött és 106 külföldi mintát vizsgáltak meg a fajból, s 13 típusú illóolaj-összetételt találtak, amelyek nem kapcsolódnak morfológiai jelleghez. E típusokat mint a faj *kemovarietas*ait és *kemokonvarietas*ait értékelték, amelyből megállapíthatták, hogy az említett mentafajnak jellegzetes polikemizmusa van.

Az egyedfejlődés alatt is jellegzetesen változhat az illóolajos növények olajtartalma, valamint összetétele. *Frey-Wyssling* vizsgálatai szerint (1945) a zsálya *(Salvia officinalis)* csíranövényeit dúsan fedik mirigyszőrök, amelyek telve vannak illóolajjal. Ez az embrió 20 mm hosszúságáig tart. Ezt a fejlődési állapotot a csírázáskor erőteljes megnyúlási folyamat követi, amelynek során a mirigyszőrök kibocsátják illóolaj-tartalmukat, és leszáradnak. A 115 mm hosszúságú csíranövény a kezdeti 0,07 mg/csíra illóolajjal szemben (amely 0,148 mg/csíra illóolajig emelkedik) mindösszesze csak 0,043 mg/csíra illóolajat tartalmaz. Később a fejlődés folyamán az illóolajszint ismét megemelkedik, és a legtöbb illóolajos növénynél virágzás előtt éri el maximumát. A fejlődés folyamán az egyes komponensekben ellentétes irányú változások is megfigyelhetők a mennyiséget illetően. Például a *Mentha piperitá*ban az egyedfejlődés alatt a menthol- és a menthontartalom ellentétesen változik (314. ábra). *Lemli* cit. *Schratz* és *Quadry* vizsgálatai szerint a korianderben az egyedfejlődés alatt jelentős minőségi változások mennek végbe az illóolaj összetételét illetően. 4–5 hetes korban, linalool jelentkezik, majd a virágzás megindulásával geraniol és geranilacetát szaporodik fel. Időközben az egyes alkotórészek között lényeges mennyiségi eltolódások is megfigyelhetők. A *Chrysanthe-*



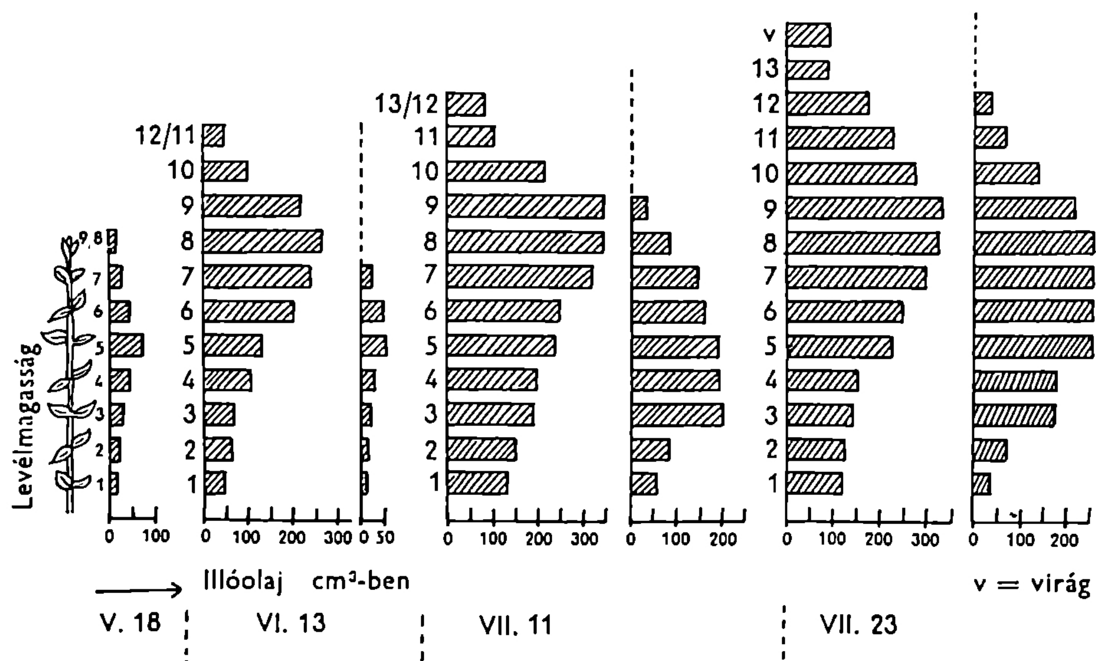


313. ábra. A – a kamilla elterjedésének magyarországi térképe; B – a kamilla illóolaj-összetételének rétegkromatogramja



314. ábra. A menta illóolaj-összetételének alakulása az egyedfejlődés során

mum vulgare fészekvirágzatában *Schratz* és munkatársai figyelték meg a fejlődés során – összesen tíz fejlődési fokon – az illóolaj összetételének alakulását. A fejlődéssel párhuzamosan fokozatos emelkedést tudtak megállapítani az illóolaj összes komponensének mennyiségében. A fő alkotórész képződése a legerőteljesebb, ami az összetevők arányának eltolódásához vezet. De mivel nem lehetett megállapítani, hogy bármelyik összetevő is valamelyik másik rovására növekednék, ezért kimondhatták, hogy a mennyiségi változások nem átalakulási folyamatok eredményei, hanem kizárólag a bioszintézisre vezethetők vissza.



315. ábra. A menta illóolaj-tartalmának alakulása egyeden belül a fejlődés különböző szakaszaiban (V. 18–VII. 23: a mérés időpontjai)

Egyetlen egyed különböző fejlettségű azonos szervei, pl. a levelek eltérő illóolaj tartalmúak lehetnek, éppen az egyedfejlődési ritmus következtében. *Grahle* a borsos menta *(Mentha piperita)* egyedein különböző magasságokból származó lombleveleken végzett vizsgálatai szerint a legfiatalabb és a legidősebb levelek tartalmazzák a legkevesebb illóolajat, míg a kifejlett levelek illóolaj-tartalma a legnagyobb (315. ábra). Ezeket a megfigyeléseket a gyakorlati élet is számos területen eredményesen fel tudja használni az illóolajos növények gazdaságos termesztésében és begyűjtésében.

A KAUCSUK A NÖVÉNYI TEJNEDV JELLEGZETES ANYAGA

A kaucsuk – kémiai szerkezetét tekintve – a terpénekhez tartozik. Hosszú izoprénláncokból áll, ami azonban nem zárja ki azt a következtetést, amit az illóolajoknál is tehettünk, ti., hogy nem izoprén-molekulákból polimerizálódik. A láncok hossza, vagyis polimerezési foka különböző, és a kaucsuk ennek következtében különböző hosszúságú polimerek keveréke. *Mastakov* vizsgálatai szerint a 2 éves kokszagiz gyökereiből előállított kaucsuk polimereződési foka a korral is változik, amit az alábbi adatok is igazolnak:

Az aratás napja	VII. 4.	VIII. 3.	IX. 3.	X. 4.	X. 25.	XI. 25.
Kaucsuktart. %-ban	1,8	4,1	5,0	5,7	7,4	7,8
Közepes mol. súly	60 000	100 000	136 000	170 000	190 000	250 000
Polimerezési fok	900	1 400	2 500	2 500	2 800	3 600

A természetes kaucsuk a növényi tejnedvben fordul elő, különböző alakú és nagyságú részecskék formájában. E részecskék a kaucsukfában *(Hevea)* körte formájúak, a *Manihot*-ban rúd alakúak, és a kokszagizban gömb alakúak. Nagyságúk 0,01–50 mikronig terjedhet. A legtöbb növényben speciális sejtekben vagy szövetekben található, – ezek a tejcsövek és tejedények. Például a kutyatejben *(Euphorbia cyparissias)* egyetlen tejnedvtartó sejt szerveződik és fejlődik hatalmassá, behálózva az egész növényt. Ezzel szemben a mákban *(Papaver somniferum)* tejedények alakulnak, sok tejnedvtartalmú sejt egyesüléséből. Ez a megállapítás a zárvatermő növényekre vonatkozik, különösen a kétszikűekre. A legfejlettebb egyszikűekben sokkal ritkábban fordul elő tejnedv; az alacsonyabbrendű növényekben pedig – a gombák kivételével – nem található.

A tejnedv színe változó; többnyire fehér, amit a benne levő diszperz állapotú részecskék fénytörése okoz. Lehet azonban sárga vagy piros színű is. Például a vérehulló fecskefű *(Chelidonium majus)* narancssárga tejnedvéről ismeretes. A kaucsukon kívül egyéb anyagok is előfordulhatnak a tejnedvben, ezért annak összetétele rendkívül változatos. A legtöbb kaucsukot és nyersgumit adó trópusi kaucsukfa *(Hevea brasiliensis)* tejnedvének kémiai összetételéről (%-ban) az alábbi kimutatás tanúskodik *(Dobi nyomán):*

Kaucsuk	20–60	quebrachit	0,5–2,0
össz. nitrogén	1–2	foszfolipidek	0,03
ebből protein	0,3–0,5	hamu	0,3–0,7
össz. cukor	1–2	egyéb	0,03

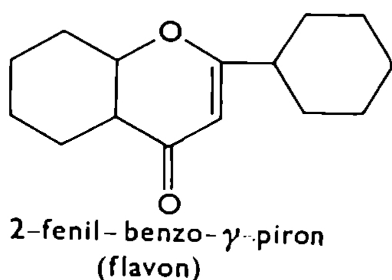
A tejnedvtartalmú növényekben a tejnedvnek nagyon változó %-át teheti ki a kaucsuk: néhány tized %-tól 60–70%-ig. A legtöbb kaucsukot a trópusi növények tejnedve tartalmazza. A kaucsuktartalom az illóolaj-tartalommal és a gyantatartalommal fordítva arányos. A nagy kaucsuk tartalmú növényekben illóolaj, tehát alacsony terpének elenyésző mennyiségben találhatók. A fordított arány a korral is változik. Például a *Hevea* fiatal fáiban aránylag kevés a kaucsuk és több a gyanta; idősebb fákban már a kaucsuk az uralkodó, és a gyanta mennyisége csökken. Innen adódik, hogy a közülük kitermelésre használt növények annál hasznosabbak, minél idősebbek. Néhány jellegzetesen sok kaucsukot tartalmazó növénycsaládot ismerünk. Ezek a selyemkórófélék *(Asclepiadaceae)*, eperfafélék *(Moraceae)*, kutyatejfélék *(Euphorbiaceae)* és fészkesek *(Compositae)*.

A kaucsuk bioszintézisének megismeréséhez a guajule *(Parthenium* sp.*)* vizsgálata vitte közelebb a kutatókat. A növényben a tejnedv, amely számottevő kaucsukot is tartalmaz, parenchimás szövetekben fordul elő, míg a meglehetősen sok gyanta elkülönült gyantajáratokban. Sőt, a növény leveleiben illóolaj is van. Jellemző, hogy az illóolaj nyáron termelődik, magasabb hőmérsékleten, míg a kaucsuk ősszel kezd feldúsulni és tavaszra éri el maximumát. Megfigyelték, hogy ha a növény leveleit leszedték, a kaucsuk keletkezése hirtelen megszűnik. Télen azonban a kaucsuk termelése az asszimiláció megszűnésével nem áll le, sőt fokozódik. Ha a guajule szárát mesterséges kultúrában tenyésztették, mint ahogy azt *Bonner* és *Arreguin* tették – a kaucsukszintézist nem tudták elérni. Ha azonban a tápoldathoz a guajule levélkivonatát adták, akkor a szárban kaucsuk képződött. Ebből azt a következtetést lehetett levonni, hogy a guajule-levélben lehet a kaucsuk képződésének „előfutár-vegyülete" – és ez azonosnak mutatkozott az illóolaj előfutárával. Az előfutár tehát közös, azonban az enzimrendszerek eltérők, amelyek a végső termékeket kialakítják. Így jön létre egyik esetben illóolaj, másik esetben kaucsuk. Radioaktív acetát adagolásával sugárzó kaucsukot nyertek, ezért a kaucsuk szintézisében a légzési ciklus acetátjának közreműködésére kellett gondolni. *Prokovjev* igazolta a radioaktív cukor kaucsukba való beépülését. A cukor lebontása közben koenzim-A közreműködésével létrejövő acetát mellékreakciójaképpen mevalonsav keletkezik, amely az illóolajoknak és a kaucsuknak egyaránt közös előfutára.

A kaucsukot a forró égövi fákból „csapolással" szokták kivonni. Mintegy két m magasságtól kezdve lefelé, szabályos távolságra bemetszik a fák kérgét, majd a kifolyó tejnedvet edényekbe fogják fel, és savanyítással vagy melegítéssel koagulálják. Ezt azután lemezekké hengerlik. A mérsékelt övi cserjékből vagy lágyszárú növényekből a kaucsuk elkülönítése sokkal bonyolultabb; számos tisztítási eljárást igényel. A kaucsuk értékes tulajdonságait kén felvétele, vagyis „vulkánozás" útján kapja meg, és így állítják elő belőle az iparban sokféleképpen felhasznált gumit.

FLAVONOK ÉS ANTOCIÁNOK

Ezek a vegyületek nagyobbrészt a virágok vagy más szervek kék, sárga és piros színét hozzák létre, ill. a fák gesztjének vöröses vagy barna, esetleg sárga színét. Az itt szóba kerülő vegyületeknek alapvegyületei a gamma-piron vagy gamma-piran, amelyek fenolokkal kondenzált gyűrűs vegyületeket alkotnak. A virágokban előforduló flavonolok és antociánok a következő képlettel jelzett vegyület származékai:



2-fenil-benzo-γ-piron
(flavon)

A flavonok a flavanok dehidrogénezési termékei. A flavanolok pedig az aránylag legerősebben oxidált származékok. Az antocianidineken és katechineken a 4. szénatomon nincs oxigén, tehát ezek redukált származékok. Itt azonban a 3. szénatomon alkoholgyök (–OH) van. Az antociánok pirangyűrűjének oxigénje 4 vegyértékű, ezek oxonium-bázisok, savakkal sókat alkotnak.

A flavonszármazékok elterjedése szinte általános, különösen ott, ahol az antociánok háttérbe szorulnak. Gyakran az antociánokkal kölcsönösen átalakulnak egymásba. A gyapot virága pl. fiatalon sárga, később megpirosodik, – itt a korral redukálás megy végbe. Jelenleg a flavonoknak több mint 150 variánsát ismerik; több ezer növényfajból izolálták ezeket, amelyek 100-nál több növénycsaládhoz tartoznak. Ez azonban csupán szúrópróbának tekinthető, mivel éppen a legtöbb flavonfélét tartalmazó dél-amerikai flórát eddig alig vizsgálták e tekintetben. A flavonok és flavonolok közül legismertebbek az alábbiak:

APIGENIN: szabadon vagy glükozidaként az ernyősvirágzatúak és a fészkesek virágaiban, leveleiben fordul elő, pl. a petrezselyemben, a kamilla virágaiban stb.

LUTEOLIN: sok faj virágának jellemző, narancssárga színű festéke; pl. a rezeda vagy a tátika virágszínét is ez adja.

QUERCETIN: a legelterjedtebb flavonol, szabadon és glükozidaként sokféle növényben fordul elő; a komló, aranyeső, árvácska, rózsa, szőlőbogyó, alma kérge stb. tartalmazzák.

RUTIN: előfordul algákban mint kopulációt szabályozó vitamin, továbbá a kerti rutában, és még több kétszikű növényben.

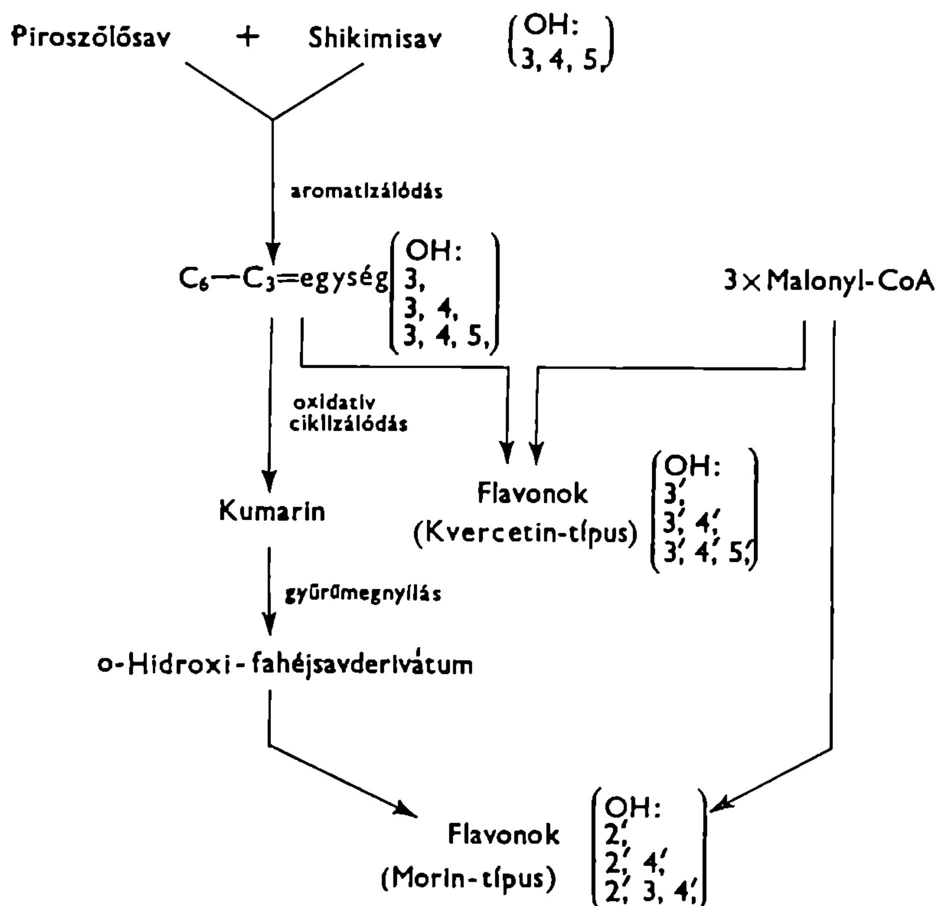
Érdekes felismeréshez vezetett a kvercetinnek (quercetin) és izomérjének – a morinnak – a bioszintézis-menete. A két vegyület csupán az oldalhelyzetű fenilcsoporton lévő 2 -OH (hidroxil gyök) helyzetében tér el egymástól. Mégis a kvercetin a leggyakoribb előfordulású a flavonoidok közül, míg a morin csupán az eperfafélék egy-két fajában mutatható ki. Ebből az az elgondolás született, hogy a morin bioszintézisének menete valószínűleg bonyolultabb a kvercetinénél. W. B. *Whalley*ek sikerült a bioszintézis menetét tisztázni és a két kérdéses vegyületet közös prekurzorra visszavezetni (316. ábra). Az ábrán láthatjuk, hogy a morin típusú flavonoidok keletkezéséhez több lépésre van szükség az anyagcserében: kumarin, ill. oxidált fahéjsav-derivátumon keresztül alakulnak ki. A flavonképződés bármelyik intermediernél (köztes anyagnál) megszakadhat. Például a kumarin bizonyos növényfajokban végterméke a bioszintézisnek, főleg az ernyősök családjában. Az is kétségtelenné vált, hogy a flavonképződés szoros összefüggésben van az asszimiláció termékével, a cukorral. További vizsgálatok tisztázták, hogy a flavonképződés egyrészt a cukor lebontásakor, a légzési folyamatban elsőként keletkező vegyületre: a piroszőlősavra mint kiindulási anyagra vezethető vissza. Szerepet játszik a bioszintézisben a shikimisav is mint másik kiindulási vegyület. A shikimisav igen elterjedten megtalálható a növényvilágban mint különböző benzolderivátumok és a galluszsav képződésének intermedier vegyülete is.

A flavonoidoknak két jelentős alosztálya van: a chalkonok, és az izoflavonoidok. A chalkonok szórványosan találhatók a zárvatermőkben: a fészkesek, hüvelyesek, fűzfafélék és

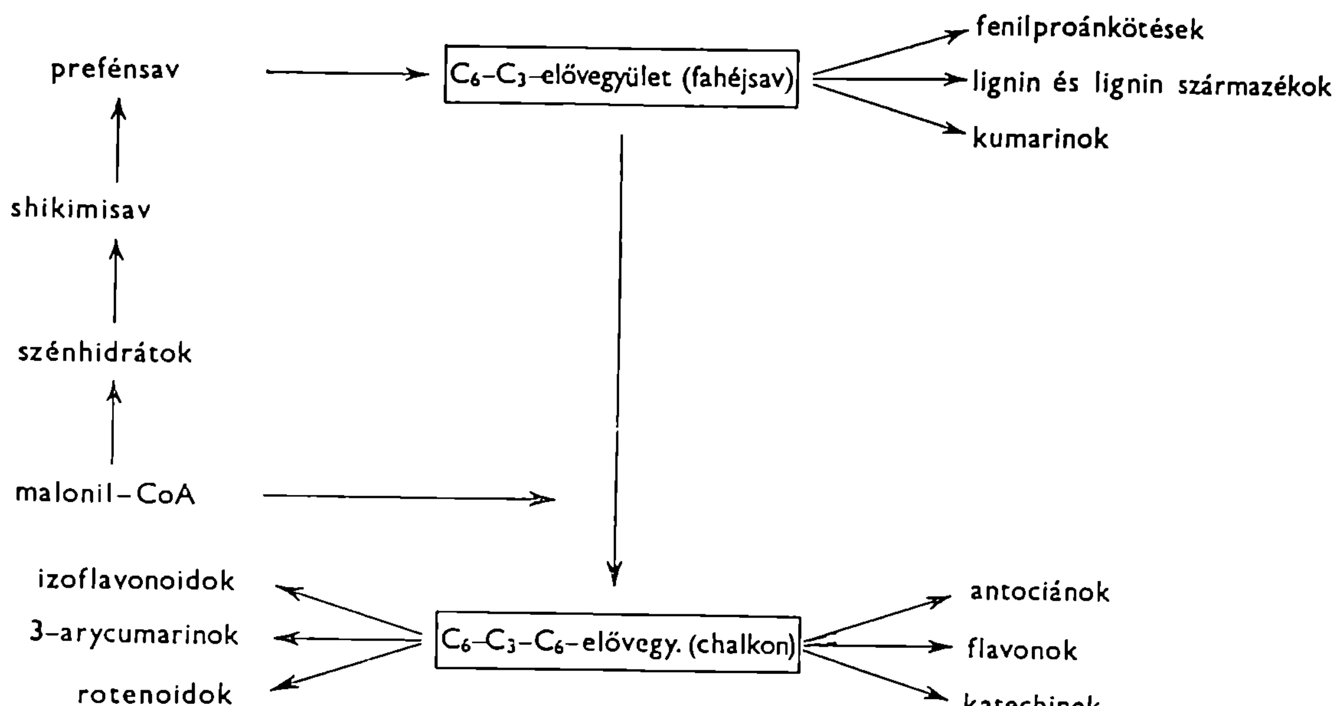
liliomfélék családjában fordulnak elő leginkább. Kiindulási vegyületei a különböző flavanon származékok, valamint leukoantociánok és katechinek kialakulásának. Az izoflavonoidok viszont másképpen viselkednek a növényvilágban. Más családokban is megtalálhatók, így pl. a nősziromfélék, rózsafélék, eperfafélék családjában stb., de legfőképpen a hüvelyesek családjában. Az eddig ismert izoflavonoidok 80 %-ban a hüvelyesek fajaiban vannak jelen. Ezért az izoflavonoidokat taxonspecifikusnak tartjuk, és sokkal inkább végterméknek minősíthetjük. *Grisenbach* végzett ebben az irányban átfogó vizsgálatokat jelzett izotópok segítségével (1959–1967), és megállapította, hogy a flavonmolekula kialakulása malonát- és fenilpropánegység gyűrűs záródására (ciklizálódás) vezethető vissza. A flavonoidok bioszintézisét a következő vázlatban mutatjuk be, beillesztve a prekurzorokat a növényi anyagcserébe (316/a. ábra).

Hogy mennyire változatos lehet a hidroxilezés még azonos nemzetség fajai között is, arra jó példát szolgáltat az *Erythrophleum* nemzetség. Az *E. africanum*ban miricetin flavonol és dihidromiricetin flavonol található. Míg az ugyancsak afrikai eredetű *E. guineense* a kevésbé hidroxilált luteolin flavont és az apigenin flavont tartalmazza.

Régóta ismeretes, hogy egyes növényi anyagok gyakran fordulnak elő bizonyos vegyületekkel együtt, és más esetben egyes vegyületek váltakozó előfordulásúak. Például a triterpén alkoholok karotinoidokkal találhatók, míg a triterpén savak inkább a vízoldható antociánokkal. A váltakozó előfordulás nem annyira a biogenetikai különbségekben keresendő, mint inkább abban, hogy közös fizikai tulajdonságuk a vízoldékonyság, ill. a lipofília. A szekunder növényi anyagok végső kialakulása határozza meg, hogy egyik



316. ábra. A morin és a kvercetin típusú flavonoidok képződésmenetének hipotézise



316/a. ábra. A flavonok bioszintézise Grisenbach szerint

esetben mint vízoldékonyak a vakuólumba kerülnek, másik esetben mint zsíroldékonyak speciális kiválasztó rendszerekben (mirigyszőrök, olajsejtek, gyantajáratok stb.) válnak ki. Kérdés, hogy a flavonoidok kiválasztása összefüggésben van-e meghatározott exkréciós rendszerekkel? A vízoldékonyság mértékének vehetjük, ha az oxigénatomoknak a szénatomokhoz viszonyított számát (O/C) vesszük alapul. A flavonok 0,1–0,5 O/C-ig lipoidoldékonyak, míg 0,5–1,0-ig vízoldékonyak. Például az apigenin = 0,33 O/C; a rutin = 0,59 O/C értékű. A flavonsornak OH-ban legszegényebb tagja a primetin, amely (zsírkedvelő) lipofil tulajdonságú és 0,26 O/C értékű. Ez az anyag a kankalinfélék lisztszerű bevonatában mutatható ki. Ez az exkrétum kicsiny mirigyszőrökben képződik. Ha azonban nem zsíroldószerekkel extraháljuk a primula virág szirmait, hanem pl. vízzel, akkor erősen hidroxilált és glükozidikus kötésben levő flavonoidokat nyerünk. Ezek a flavonoidok a sejtnedvben lokalizálódnak.

A flavonok másik erősebben lipofil jellegű csoportja a nagymértékben metoxidált artemitin és származékai. Ezeket eddig kizárólag olyan növényekből mutatták ki, amelyek illóolajokat termelnek, így mindenekelőtt a *Rutaceae*, a *Verbenaceae* és a *Compositae* családokból. Ezeket a metoxilált flavonokat is kísérik glükozidikus kötésűek (vízoldhatók), azonban a növényi szerven belül térbelileg vannak elhatárolva egymástól. A hidrofil flavonoidok uralkodó vagy kizárólagos jelenléte általában a növény kiválasztó szövetrendszerének a hiányára utal.

A növényi festékek közül az antociánok a legváltozatosabbak, mert legtöbbjük glükozida, és így a cukrok minősége, kapcsolt gyökeik helye és száma szinte a végtelenségig szaporítja a változatosságot. A nem cukor-rész (= *aglükon)* az ún. anthocianidin, amely a flavanol közvetlen redukált származéka. Ezt kísérletileg elsőnek *Willstätter* állapította meg (1914), aki később *Zechmeister* magyar szerveskémikussal együtt dolgozva fényt derített e vegyület csoportra, amely általában a sejtnedv-vakuólumban fordul elő.

Az antociánok színének kialakulása sokféle tényezőtől függ; mindenekelőtt az aglükon szerkezete szabályozza a színt. Közös tulajdonságuk indikátor természetük: savas közeg-

ben (ha a sejtnedv pH-ja savas) piros színűek, míg lugos közegben (ha a sejtnedv pH-ja lúgos) kék, sárga vagy zöldes színűek. Színképük az ultraibolyára is kiterjed, ami fontos a színes virágoknak a méhek közvetítette megporzásánál, mivel a méhek az ultraibolya fényt is látják. A metil-csoportok fokozzák a vörös színt, míg a két cukrot tartalmazó antociánok általában kékek. Mindehhez döntően hozzájárulnak az ún. ko-pigmentumok, amelyek kolloidális szerves vegyületek a sejtnedvben. A ko-pigmentumok védő kolloidként körülfoghatják az antociánokat, és ezzel módosíthatják azok színét. Ilyenek a csersavak, egyes alkaloidák vagy más antociánok is. Az alkáli fémek az antociánt pirilliumbázissá alakítják át, amely kék színű (fenolát); ez tartósítja pl. a búzavirág kék színét. A következő táblázatban a cianidin nevű antocianidin cukorkötését, előfordulását és színét mutatjuk be.

20. táblázat

Antocianidin	Glükozida	Előfordulás	Szín
	-3-gentiobiozid	pipacs	vörös
	-3-monometiléther	bazsarózsa	piros
	-3-monoglükozida	őszirózsa	ibolyás
	-3-rhamnoglükozida	piros rózsa	piros
cianidin		búzavirág	kék
	-glükorhamnozid	szilva	feketés-kék

A flavonszármazékok biokémiai jelentőségére vonatkozóan arra gondolhatunk, hogy mivel nagyobbrészt élénk színű vegyületek, a rovarok csalogatásában, a megporzásban és a termés terjesztésében, következésképpen a fajfenntartásban lehet fontos szerepük.

A CSERSAVAK ÉS CSERZŐANYAGOK

A csersavak, illetve cserzőanyagok nem egységes vegyületek. Kémiailag két csoportra oszthatók: észterszerű vegyületekre, amelyek hidrolízissel elbonthatók és kondenzált cserzőanyagokra, amelyeknek alkotó gyökeit szénkötések (C—C) kapcsolják össze, ennélfogva lebontásuk bonyolultabb. Az első csoport tagjait a galluszsav származékai alkotják, amelyek cukor nélkül a *depsideket* adják, míg a cukormaradékkal rendelkező vegyületek a *tannin*ok. A második csoport tagjai kémiailag igen sokfélék, a legismertebbek közülük a komplex *katechinek*.

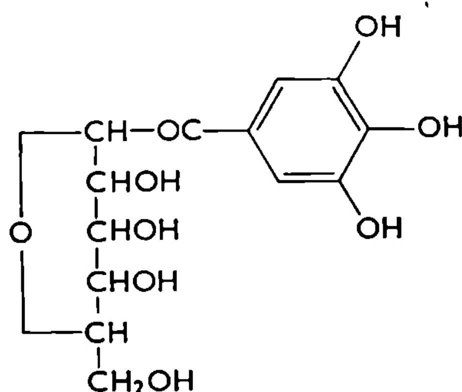
A cserzőanyagoknak közös tulajdonságaik vannak, pl. a bőrcserző képességük; a fehérjéket, alkaloidákat kicsapják. Ferri- (vas-) sókkal zöld, kék vagy fekete csapadékot adnak. (Bár ez utóbbi reakció nem specifikus, mert egyéb fenolokra, továbbá a vanillinra és a morfinra is jellemző.) A tanninoldatokból a különböző kannapenészek (*Aspergillus*ok,

Penicillium) elfogyasztják a cukorkomponenst, és a galluszsavak visszamaradnak. A tannáz enzim is galluszsavra és cukorra hasítja a tanninokat.

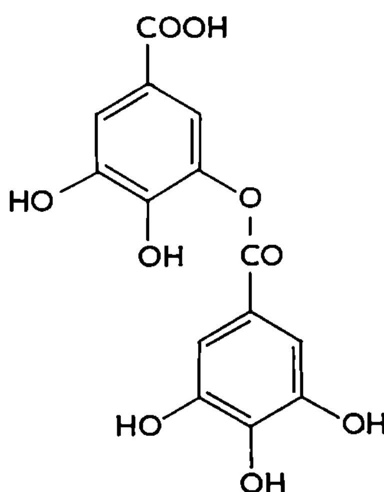
A cserzőanyagok a zöldalgákban már megtalálhatók. A gombákban csak szórványosak. A mohokban és zuzmókban rendkívül gyakoriak, de a nyitvatermőkben és a zárvatermőkben is általánosak.

A *depsidek* oxisavak észterei. A legismertebb és széles körben elterjedt a klorogénsav, amely a kina- és kávésav észtere. Gyakran magas koncentrációban fordul elő. A kávészemben a koffein részben mint a klorogénsav sója kötött állapotban van jelen. Számos alkaloida, pl. az ebvészmag sztrichninje is ilyen kötött formában van a magban. Egyéb depsidek alkotják a zuzmók színanyagait, és a zuzmósavakat.

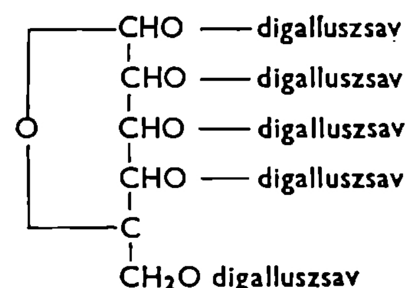
A *tanninok* leginkább a tölgyfagubacsban, a fekete teában, vagy a szelídgesztenye kérgében és fájában képződnek. A *Rhus semialata* nevű, kis növésű ázsiai fának a gubacsaiban fordul elő a kínai csersav, amelyben a cukormolekula ötszörösen észterifikált a két molekulából kondenzált m-digalluszsavval. Némely tanninban trigalluszsav gyökök észterifikáltak glükózon. A legegyszerűbb az l-galloil-glükóz, amely a rebarbarában található nagyobb mennyiségben.



l-galloilglükóz



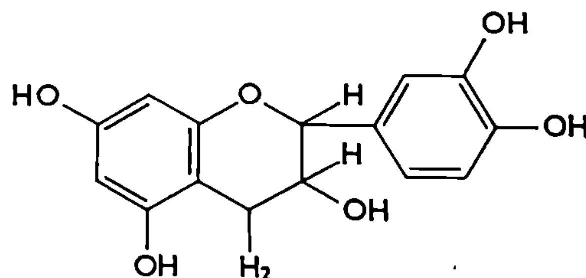
m-digalluszsav



penta-digalloilglükóz

A katechin jellegű cserzőanyagok alapvegyülete az l-epikatechin. Ennek vagy ehhez hasonlóan alkotott vegyületnek a kondenzált, nagy molekulájú származékai a katechin csersavak. *Freudenberg* vizsgálatai szerint a flavonolok redukálási termékei, és így közeli rokonságban vannak az antocianidinekkel. Nagy mennyiségben találhatók a forró égövi *Acacia* fajokban. Az *Acacia catechu* fájában kristályosan válnak ki. A Mahagoni fájának jellegzetes színe is a katechinekre vezethető vissza. Oxidálási származékai a flobafének, amelyek a színes gesztű fák fatestében és gyakran kérgében is előfordulnak.

Az epikatechinnak többféle, optikailag aktív és inaktív konfigurációja van. Általában először a fatest bélsugaraiban és a bélszövet parenchima-sejtjeiben jön létre. Innen rakódik be a geszt faelemeinek a sejtfalába. A cserzőanyag-berakódás konzerváló hatást gyakorol a fákra. Ez figyelhető meg az akácon és a tölgyön. A cserzőanyagban szegény fák – pl. a



dl-epikatechin szerkezeti képlete

hárs és a fűz – jobban ki vannak téve a gombakárosodásnak, és már élő korukban romlanak a gombáktól.

Különböző növények és növényi részek cserzőanyag-tartalma igen változó. A gubacsok szárazanyag-tartalmának 20–75%-a cserzőanyag. Leggazdagabb a kínai gubacs (75%) és az aleppói gubacs (65%). Forró égövi fák kérgében (*Acacia, Eucalyptus*) 20–40% csersav is van. A tölgyfa kérgében ez 9–12%. A megvilágítás, vagy a cukortáplálás növeli a csersavtartalmat. Napi ingadozást is meg lehet állapítani: a lomblevelekben reggel minimum, este maximum mutatkozott (*Cavazza*), ami összefüggést mutat az asszimiláció intenzitásának a változásával. Ezért manapság ismét előtérbe került az a feltevés, hogy a cserzőanyagok – hasonlóan a rokon szerkezetű flavanszármazékokhoz – az asszimilációs cukorból származtathatók.

A növényi sejtekben a cserzőanyagok a plazmától élesen elhatárolva találhatók, mert ellenkező esetben kicsapnák a plazma kolloidális rendszerét. A sejtfalba, ill. a vakuólum sejtnedvébe fehérjéhez kötött komplexek formájába vándorolnak be. Ezeket a fehérje-csersav komplexeket a banán héjában ki is lehetett mutatni (*Paech*). A csersavtartalmú sejtek tonoplasztja (a sejtnedv-vakuólumot határoló plazmahártya) rendkívül ellenálló, s csupán így lehetséges, hogy az élő sejtek vakuólumában csersavak halmozódhatnak fel. A *Spirogyra* zöldmoszatban megfigyelhető, hogy a tonoplaszt szétszakadásakor azonnal csapadék keletkezik a sejtplazmában. Amikor kis cseppek formájában jelennek meg a cserzőanyagok a citoplazmában, minden esetben körül vannak véve plazmahártyával, ami elszigeteli őket a környező plazmától.

A vírusbeteg növényeken (dohányon, szőlőn) végzett megfigyelések arra vezettek, hogy a vírusra jellemző morfológiai elváltozások összefüggésben vannak fenol jellegű, különösen a csersavhoz hasonló vegyületek fellépésével. Ezek a vírusbeteg növényekben rendszertelenül keletkeznek, vagy szabaddá válnak. *Resühr* kísérlete szerint egészséges növényekbe adagolt tannin, galluszsav, ill. katechin injekció egyaránt a vírusbetegség tüneteit váltja ki. Az erezet elfehéredik és a növekedés aszimmetrikussá válik.

Különös figyelmet érdemelnek a termésekben felhalmozódó cserzőanyagok. A legtöbb termés cserzőanyagai glükozid természetűek. A termésérés folyamán a cserzőanyag-tartalom vagy állandó marad, mint a banán héjában, vagy fokozatosan csökken, ami a szelídebb, kevésbé összehúzó ízzel párosul, pl. a körtében. Ilyenkor azonban rendszerint nincs szó valóságos lebomlásról, hanem kolloidális kapcsolódásról. A gombafertőzött gyümölcsök keserű összehúzó íze arra vezethető vissza, hogy a gomba szétbontja a kolloidkomplexet, és szabaddá teszi a csersavat. A magvakban és termésfalakban gyakran külön réteget alkotnak a csersavtartalmú sejtek. Fiziológiai jelentőségük azonban még tisztázatlan.

A fentiekben kiragadott vegyületcsoportokat ismertettünk a másodlagos növényi anyagok köréből. Nem törekedhettünk teljességre a szekunder anyagok rendkívüli gazdagsága, továbbá az anyagcserével való kapcsolatuk részbeni tisztázatlansága miatt. Ezért inkább csak az ismeretterjesztő irodalomnak megfelelően a legismertebb és gyakorlati szempontból is fontosabb vegyületeket tárgyaltuk.

Szükségesnek látjuk azonban, hogy legalább befejezésképpen néhány heterogén természetű, igen bonyolult felépítésű vegyülettípusra még utaljunk. Ezek a *szteroidok, szaponinok, keserű anyagok és a különböző növényi vitaminok*. Közülük a szteroidok és szaponinok száma jelenleg már ezer körül van. Sokféleségük ellenére viszonylag egységes vegyületcsoportot alkotnak, mert triterpén-származékoknak tekinthetők. A gyógyászatban kibontakozó jelentőségük igen nagy. Közülük egyesek meghatározott gyártási folyamatok során átalakíthatók szexuál hormonokká. – A keserűanyagok nagy része szintén terpénszármazék. Mono-szeszkvi, di- és magasabb értékű terpéneknek bizonyulnak. Újabban citosztatikus jelentőségük kezd előtérbe kerülni (például laktonok, germakránvázas

vegyületek). A vitaminok közül a K- és E-vitamin diterpén-, míg az A-vitamin tetraterpén-vegyület. A többi vitamin sav karakterű vagy más természetű vegyület. A vitaminok szerepe nemcsak emberi és állati vonatkozásban fontos (hiányuk avitaminózist okoz), hanem újabban a növényi szimbiózis és parazitizmus kutatásában a partner kiválasztására nézve számos magyarázatot szolgáltat. Más vitaminoknak (B-vitaminok-Bioszkomplexum) a növekedésben és sejtnyúlásban van rendkívül nagy jelentőségük. A többi itt felsorolt vegyület szerepe a növényi anyagcserében tisztázatlan.

Szükségtelen dolog lenne valamiféle célszerűséget keresni az említett, nagyon is különböző vegyületek kialakulásában, ami bizonytalan magyarázatokhoz vezethet, különösen akkor, ha az okozati összefüggések még kevéssé vannak tisztázva. A szekunder növényi anyagok képződéséről tehát nem bizonyítható, hogy célszerűen történik. Az anyagok sokféleségéből azonban azt tapasztalhatjuk, amit kísérletek is igazolnak, hogy a növényi szervezetben a kiválasztó rendszer hiánya igen változatos, szervrendszer nélküli, pusztán vegyi kiválasztáshoz vezet, ami gyakran ad okot széles körű, szekunder jellegű anyagok képződésére.

A NÖVÉNYEK NÖVEKEDÉSE ÉS FEJLŐDÉSE

A növekedés és fejlődés rendkívül összetett és bonyolult életfolyamat, amelyet – más életjelenségekkel ellentétben – röviden definiálni nem tudunk. Lényegében magában foglalja mindazokat a változásokat, amelyek a „csírasejt"-nek (legyen az ivaros, ivartalan vagy vegetatívan létrejött) teljes növénnyé való alakulása során megfigyelhetők. Az elmondottakból következik, hogy a növény minden sejtjének, szövetének és szervének át kell haladnia a növekedés és fejlődés különböző szakaszain, hogy elérje végleges nagyságát és formáját.

A növekedés és fejlődés fogalma nem azonos. Növekedésen általában az élő sejtek irreverzibilis – vissza nem fordítható – térfogat- és tömeggyarapodását értjük, míg a fejlődés a külső és belső alkat megváltozását jelenti. Ugyanakkor a két fogalom nem választható el élesen egymástól, mivel a növekedés rendszerint a forma megváltozásával kapcsolatos, és számos fejlődési folyamat integráns része.

A növények fejlődése – különösen a soksejtű organizmusoké – magában foglalja a sejtek szaporodását és növekedését, valamint azoknak differenciálódását, majd különböző szövetekké és szervekké való szerveződését is. Mindezeket az átalakulásokat részben belső (a szülőktől öröklött információk), részben külső (környezeti) tényezők kölcsönhatása kormányozza, és különböző módon befolyásolja, amelyeket ma még csak részben ismerünk. A tényezők közül a döntő az öröklött tulajdonság, ami azonban csak megfelelő külső körülmények között realizálódhat.

A fejlődés folyamán végbemenő változások egy része a habitus (a külső megjelenés) megváltozásában, tehát morfológiai bélyegekben nyilvánul meg, míg más része olyan minőségi megváltozást jelent, amelyek külsőleg nem ismerhetők fel, ezzel szemben az anyagfolyamatok befolyásolásán keresztül a fejlődés irányát megváltoztatják.

AZ EGYSEJTŰEK NÖVEKEDÉSE

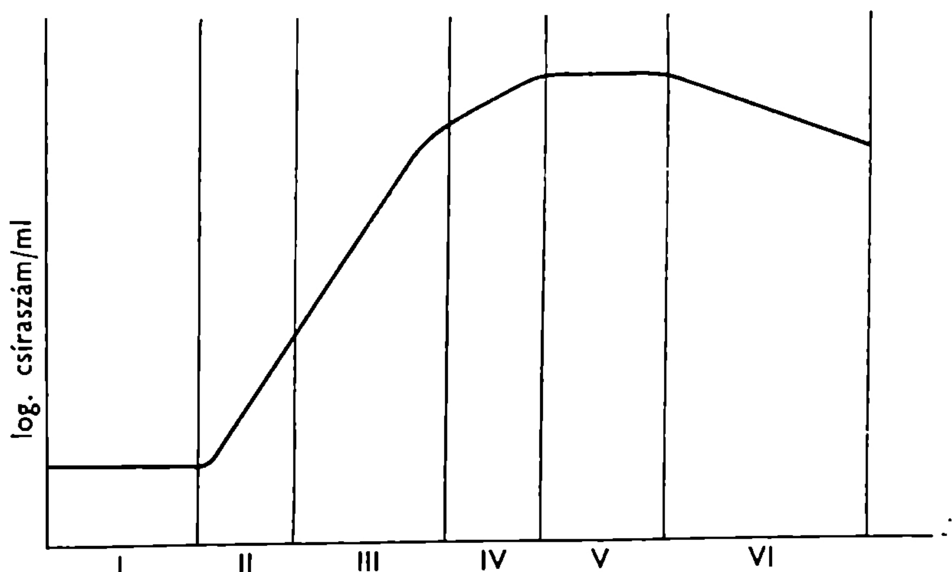
A *Protophyta* szerveződési fokán álló egysejtű növények az ugyancsak egysejtű anyaszervezetből illetőleg a csírasejtből egyszerű osztódással jönnek létre, amelynek során a formatív hatások általában a háttérben maradnak. Éppen ezért az egysejtű szervezetekben a növekedés bizonyos fázisai könnyebben befolyásolhatók és jobban tanulmányozhatók, mint a magasabbrendű növényekben. Ehhez járul gyors szaporodó képességük mint igen

előnyös tulajdonság, ami lehetővé teszi, hogy rövid idő alatt a populáció nagy tömegeit megvizsgálhassuk. Számos, főleg a plazma gyarapodására vonatkozó problémát éppen a mikroorganizmusokon tanulmányozták a legalaposabban.

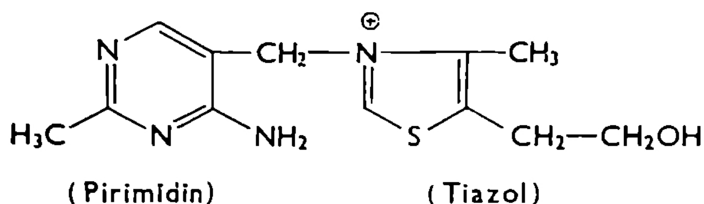
A NÖVEKEDÉS FOLYAMATA ÉS TÉNYEZŐI

A mikroorganizmusok növekedése a legkönnyebben olyan környezetben tanulmányozható, ahol valamennyi szükséges táplálék rendelkezésükre áll. Az ilyen tápközegben a csírasejtek rövid *lappangási fázisa* után (317. ábra, I.) – amelyben nincs sejtszaporodás, csak a sejtek növekedése folyik – a *gyorsulási fázis* (317. ábra, II.) következik, amely mindaddig tart, amíg a sejtek szaporodása egy állandó gyorsaságot el nem ér. Ha ez utóbbi III. fázisban az időegység alatt keletkezett sejtek számát meghatározzuk és azok logaritmusát egy diagramban ábrázoljuk, akkor egy egyenest kapunk. Ezt a szakaszt a növekedés *logaritmikus fázisá*nak (*log-fázis*nak) nevezzük (317. ábra, III.). A görbe azt mutatja, hogy a növekedés exponenciális lefutású, azaz 1 sejtből 2, kettőből 4, négyből 8 . . . stb. tehát a^x sejt keletkezik. A tenyészet életkorával párhuzamosan – részben a tápanyag kimerülése, részben a mérgező anyagcseretermékek felhalmozódása következtében – a növekedés gyorsasága lelassul, és kialakul az ún. *késlekedő fázis* (317. ábra, IV.). A növekedést jelző görbe a vízszinteshez közeledik, majd átvezet a *stacioner fázisba* (317. ábra, V.), ahol éppen annyi sejt keletkezik, mint amennyi elpusztul, vagyis a sejtszám állandósul. Végül a *hanyatlás fázisa* (317. ábra, VI.) következik, amelyben a sejtek autolízise figyelhető meg, ezért számuk gyorsan csökken.

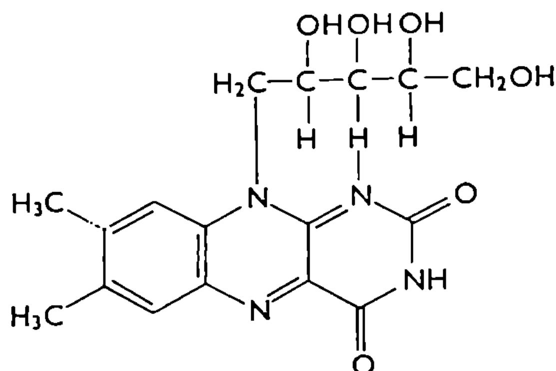
A heterotrófiával kapcsolatban említettük már, hogy bizonyos mikroszervezetek csak akkor képesek növekedni, ha mindazok a tápanyagok, amelyeket saját maguk nem tudnak szintetizálni, a táptalajban jelen vannak. Az ilyen nélkülözhetetlen vegyületeket *vitaminok*nak vagy más néven *növekedési tényezők*nek nevezzük. A vitaminok specifikus szerepe éppen a mikroorganizmusokban tanulmányozható a legjobban. Mivel a nö-



317. ábra. A baktériumtenyészet növekedési fázisai: I. lappangási fázis; II. gyorsulási fázis III. logaritmikus fázis; IV. késlekedő fázis; V. stacioner fázis; VI. hanyatlási fázis



TIAMIN

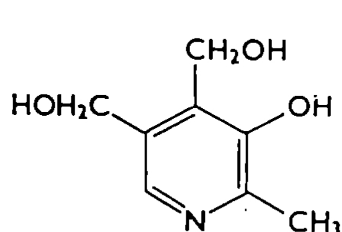


Riboflavin

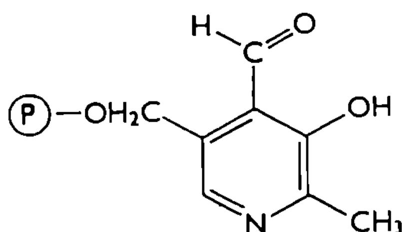
vekedési faktorok rendkívül kis mennyiségben szükségesek, ezért nem szerepelhetnek tápanyagként és energiaforrásként, hanem az anyagcsere fontos elemei, nevezetesen bizonyos enzimek alkotórészei. Az autotróf táplálkozású növények ezeket a növekedési faktorokat saját maguk szintetizálják (vitamin--autotrófok), míg a mikroorganizmusok igénylik.

A növekedési tényezők számos ismert tagja sorából az alábbiakban csak a legfontosabbakat említjük.

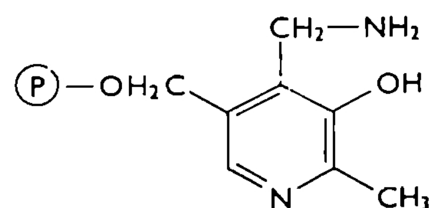
A *tiamin* (aneurin, B_1-vitamin) aktív formája a pirofoszfát, számos enzimnek alkotórésze, pl. a dekarboxiláznak, a transzaldoláznak és transzketoláznak stb. A mikroorganizmusok igénye a tiaminnal szemben azonban nem egyforma. Például a *Phycomyces blakesleeanus* nevű gomba akkor is növekedik, ha a két tiaminkomponenst, a pirimidint



Piridoxin



Piridoxálfoszfát

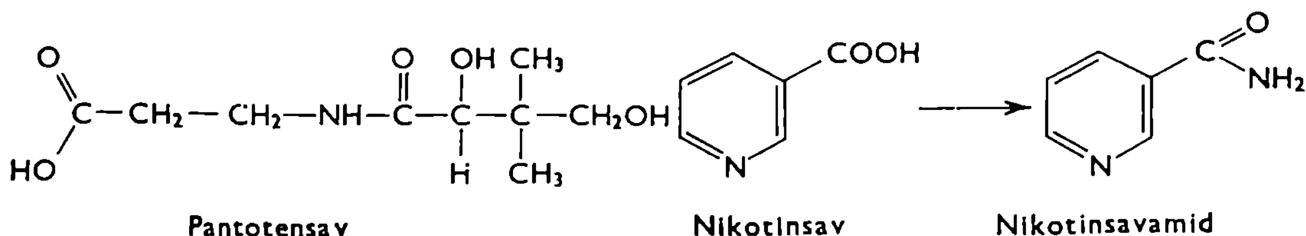


Piridoxamin-(P)

és a tiazolt külön-külön adjuk neki. A *Neurospora crassa* csak a tiazolt igényli, a pirimidint saját maga szintetizálja. Mint érdekességet említjük meg a *parabioózis* esetét, nevezetesen azt, hogy a *Rhodotorula rubra* (élesztőféleség) csak pirimidint igényel és tiazol autotróf, viszont a *Mucor ramannianus* pirimidint szintetizál és tiazolt igényel. Ha ezt a két szervezetet tiamin-mentes táptalajon kevert kultúrában tenyésztjük, normálisan fejlődnek, elválasztva azonban nem képesek növekedni.

A *riboflavin* (laktoflavin, B_2-vitamin) már ismert előttünk mint a flavin enzim alkotórésze. Ezt az anyagot pl. a *Lactobacillus casei* igényli.

A *piridoxál*, a *piridoxin* és a *piridoxamin* (B_6-vitamin) a piridoxálfoszfát prekurzorai (előanyagai). Az utóbbi az aminosavdekarboxiláz és transzamináz koenzimje. Ezt a vita-



Pantotensav Nikotinsav Nikotinsavamid

mint sem egyformán igénylik a mikroorganizmusok. Az említett *Lactobacillus* egyes fajai pl. a piridoxálfoszfátot igénylik, mások a prekurzorokkal is megelégszenek.

A *pantoténsav* a koenzim-A alkotórésze és nagyon sok élesztő számára szükséges növekedési faktor.

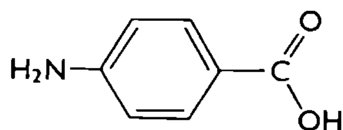
A *nikotinsav*, illetve a *nikotinsavamid* a NAD^+ és $NADP^+$ koenzimek alkotórésze, és a a tejsavbaktériumok növekedési tényezője.

ANTIMETABOLITOK

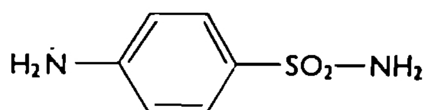
Mikroorganizmusoktól függően bizonyos növekedési faktorok lehetőséget adnak arra, hogy hasonló anyagokkal helyettesítsük, amelyeket a mikroorganizmus felvesz és testébe beépít anélkül, hogy ott az funkcionálna. A kiesési tünet (hiánytünet) következtében a növekedés lelassul vagy teljesen megáll. Az ilyen anyagokat antimetabolitoknak nevezzük. Jelentőségük megértése céljából néhány példát említünk.

Az antimetabolitok klasszikus példája a *szulfonamid*, amelynek egyik változata a szulfanilamid, a p-aminobenzoésav (H-vitamin) antagonistája, annak a vegyületnek, amely a mikroorganizmusok számára igen jelentős növekedési faktornak, a *folsav*nak az alkotó része. A folsav viszont hatócsoportja a C_1-testeket átvivő koenzim-F-nek. A szulfanilamidot a táptalajhoz adva a mikroorganizmus a p-aminobenzoésav helyett építi be azt a folsavba, amelyet ezáltal inaktivál. Az eredmény a növekedés leállása, anélkül, hogy a mikroorganizmus elpusztulna. Ha a táptalajhoz ismét feleslegben p-aminobenzoésavat keverünk, akkor a szulfanilamid visszaszorul és a növekedés újból megindul.

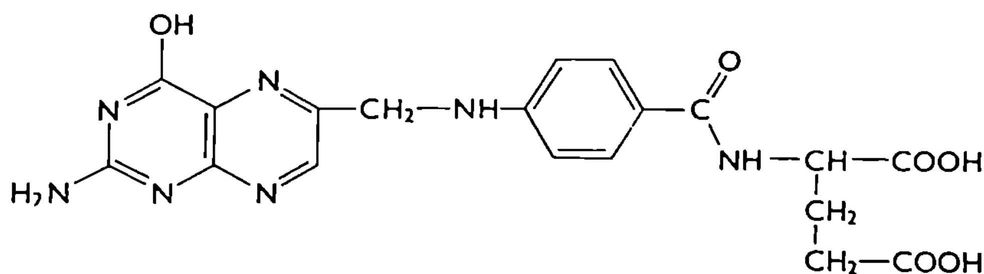
Az utóbbi években számos vegyületet megvizsgáltak ebből a szempontból, és az antimetabolitok száma jelentősen gyarapodott.



p-Aminobenzoesav



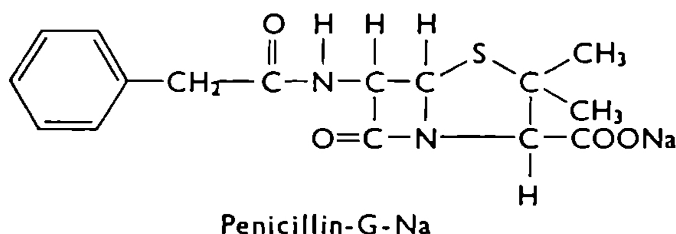
Szulfanilamid



(Pteridin) (p-Aminobenzoesav) (Glutaminsav)

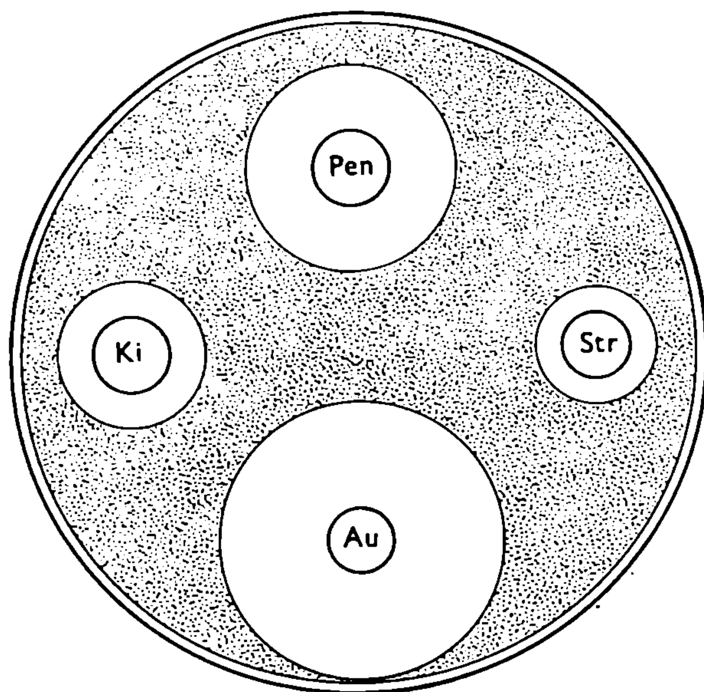
F o l s a v

A növekedésgátló anyagok másik csoportját az antibiotikumok alkotják. Hatásuk – amennyire ismerjük – bizonyos anyagcsere-folyamatok gátlásán alapul, tehát az antimetabolitoktól alapvetően nem különböznek. Nevüket azokról a mikroorganizmusokról kapták, amelyek a környezetükbe kiválasztják. Az antibiotikumok más organizmusok fejlődését gátolják, viszont a létrehozó szervezetre igen tág határok között hatástalanok. Tehát bizonyos értelemben véve az antibiotikum olyan fegyver, amely természetes környezetben az illető fajt más mikroorganizmussal szemben megvédi. Kémiailag igen különböző anyagok tartoznak ebbe az anyagcsoportba, amelyeknek több tagjáról azt sem tudjuk, hogy az anyagcserének melyik pontját támadják.



Penicillin-G-Na

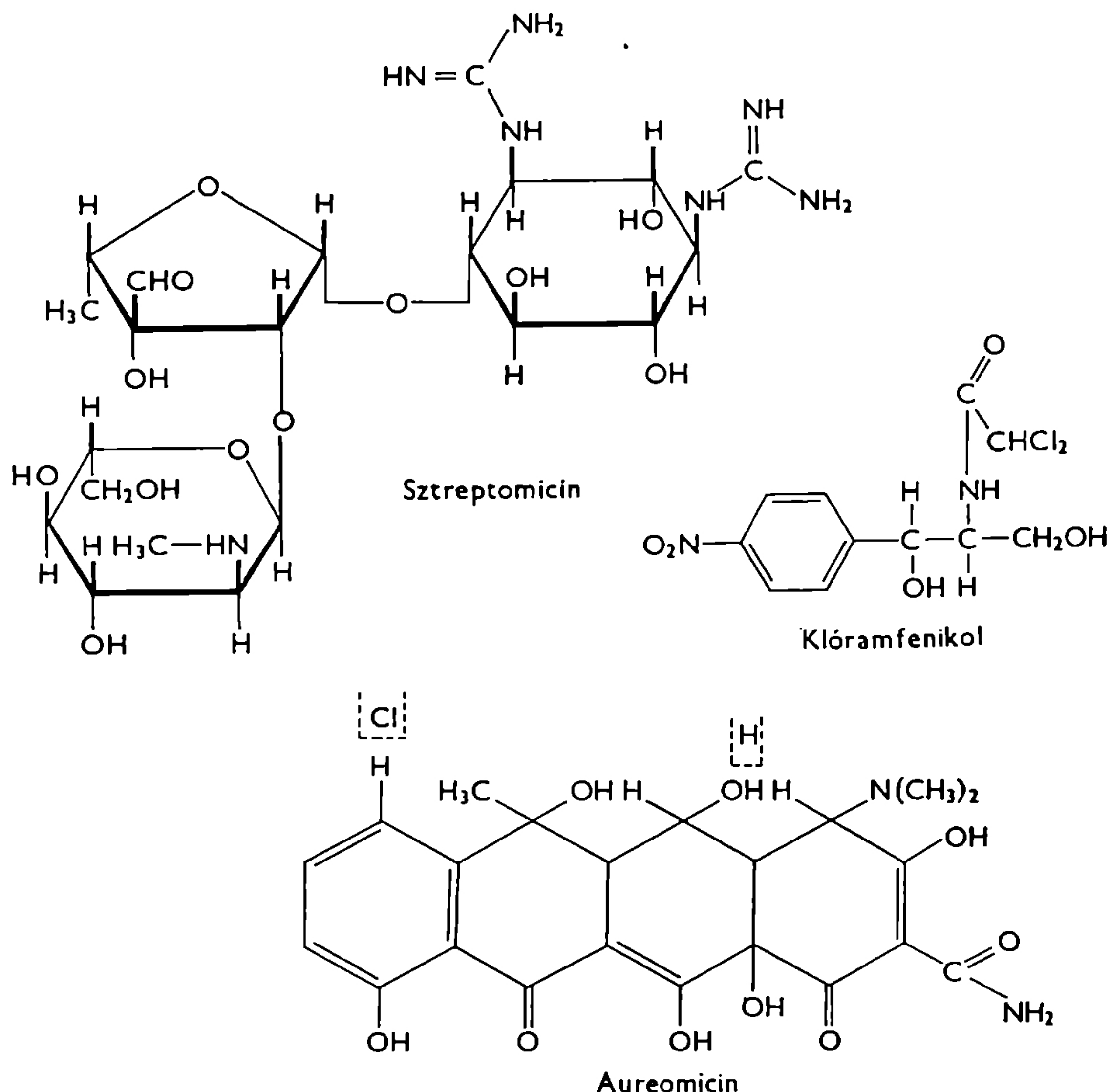
A legelőször megismert antibiotikum a *penicillin* volt,* amely a *Penicillium notatum* nevű penészgomba produktuma, és technikailag ma is a *Penicillium chrysogenum*ból állítják elő. Valószínűleg más gombák is szintetizálják. Ma már a penicillinnek több (B, F, G stb.) változatát ismerjük, amelyek szerkezetileg alig térnek el egymástól. A penicillin különösen a grampozitív baktériumok (pl. a *Staphylococcus*ok) növekedését gátolja. Hatása azon alapul, hogy a baktériumsejtfal bizonyos alkotórészei, pl. a muraminsav szintézisét gátolja. Ennek következtében néhány faj esetében sejtfal nélküli protoplaszt hozható létre. Emellett abnormális alakok és nagyméretű formák keletkeznek. A penicillin ma a gyógyászatban a legelterjedtebben alkalmazott antibiotikum. Éppen ezért az utóbbi időben mind gyakrabban találkozunk penicillin-rezisztens törzsekkel, amelynek az a magyarázata, hogy penicillint roncsoló penicillinázt termelnek.



318. ábra. Különböző antibiotikumok hatásának összehasonlítása lyukteszt módszerrel. (Pen – Penicillin; Kl – Kloromicetin; Str – Streptomicin; Au – Aureomicin)

Az antibiotikumok hatását különböző teszt-módszerekkel vizsgálják, amelyeknek alapelve azonban általában közös. A vizsgálandó gombát mesterséges táptalajon tenyésztik, majd bizonyos idő múlva a táptalaj szűrletének antibio-

* Felfedezője A. *Fleming*, Nobel-díjas kutató (1929).

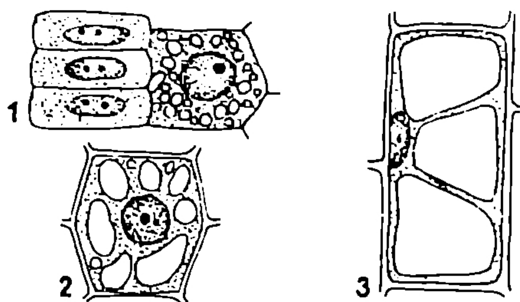


tikum-tartalmát megvizsgálják. Erre a célra általában a lyukteszt-eljárást használják (318. ábra), amelyet a teszt-baktériummal beoltott táptalajban létesítenek. A lyukakat megtöltik a vizsgálandó oldattal, és bizonyos idő múlva megállapítják a lyukak körül keletkezett gátlási zóna nagyságát. Elvileg a vizsgálandó organizmus is ráoltható a lemezre és megfigyelhető, vajon kolóniája közelében képződik-e gátlási zóna.

A *sztreptomicin* a *Streptomyces griseus* produktuma. Hatásspektruma szélesebb, mint a penicilliné, tehát többféle baktérium fejlődését gátolja. A pencillin mellett elterjedten használják a gyógyászatban, azonban hatásmódja még nincs kellőképpen tisztázva.

A *kloramfenikol* (kloromicetin) a *Streptomyces venezuelae* gombában képződik, de szintetikusan is előállítják. Molekulája különösen érdekes, mert nitro csoportot is tartalmaz, ami a természetes anyagok esetében ritkaság. Számos grampozitív és gramnegatív baktériummal, sőt némely *Protozoá*val – állati egysejtűvel – és nagyobb vírussal szemben is hatásos. Hatása valószínűleg az RNS inaktiválásán és ezen keresztül a fehérje-szintézis gátlásán alapul.

Az *aureomicin* és *terramicin* szintén a *Streptomyces* terméke. Tetraciklin származékok, amelyeknek molekulája négy gyűrűből kondenzálódott. A kloramfenikolhoz hasonlóan igen széles hatásspektruma van.



319. ábra. Zea mays: fiatal merisztéma-sejt a dermatogénből és periblémából (1); idősebb peribléma-sejt (2); teljes kifejlődést elért periblémasejt (3) *(Guttenberg* nyomán)

A MAGASABBRENDŰ NÖVÉNYEK NÖVEKEDÉSE

Az organizációs fok növekedésével együttjáró sejtdifferenciálódás következtében a sok sejtű szervezetben a sejtosztódás után az egyes sejtek olyan morfológiai és fiziológiai átalakuláson mennek át, amelyek meghatározott funkció betöltésére teszik azokat alkalmassá. A növekedés természetének megértése céljából először azokat a változásokat kell megismernünk, amelyek a soksejtű szervezetek merisztéma-szöveteiben növekedés közben folynak le. Az embrionális sejtek növekedése folyamán a plazma fokozatosan gyarapszik, közben a sejtek mérete is nő, majd a sejtmag és a plazma osztódik és új sejtfal keletkezik. Ezután újra protoplazma halmozódik fel, és a sejtek újra osztódnak stb. A növekedésnek ezt a formáját *embrionális* vagy *plazmatikus növekedés*nek nevezzük. A növekedésnek ebben a szakaszában a sejtszám emelkedése és az élő anyag összmennyiségének gyarapodása a jellemző (319. ábra).

A gyökerekben és a szárban a tenyészőkúp alsó részén az embrionális sejtek a növekedés második, ún. *megnyúlási szakaszá*ba lépnek. A növekedés eme szakaszára jellemző, hogy a protoplazmában sejtnedvvel teli vakuólumok jelennek meg, amelyek gyorsan növekszenek. A közöttük levő plazmafonalak mindinkább elvékonyodnak, majd elszakadnak, végül csak a sejtfalakhoz simuló vékony plazmatömlő marad meg, míg a sejtüreg legnagyobb részét a központi vakuólum foglalja el. Eközben természetesen erősen növekszik a sejtfal is. A protoplazma szintézisének mértéke azonban sokkal kisebb, mint az embrionális sejtekben. A növekedésnek ez a formája az embrionális növekedésből a szomatikus sejtek kialakulásához vezet (319. ábra).

EMBRIONÁLIS VAGY PLAZMATIKUS NÖVEKEDÉS

A magasabb szervezettségű növények szöveteinek és szerveinek keletkezése a plazma gyarapodásával és a sejt osztódásával van összekötve. Mindkettő igen bonyolult, de jól koordinált folyamat, azonban ennek az „összehangoltságnak" a természetéről jóformán semmit sem tudunk.

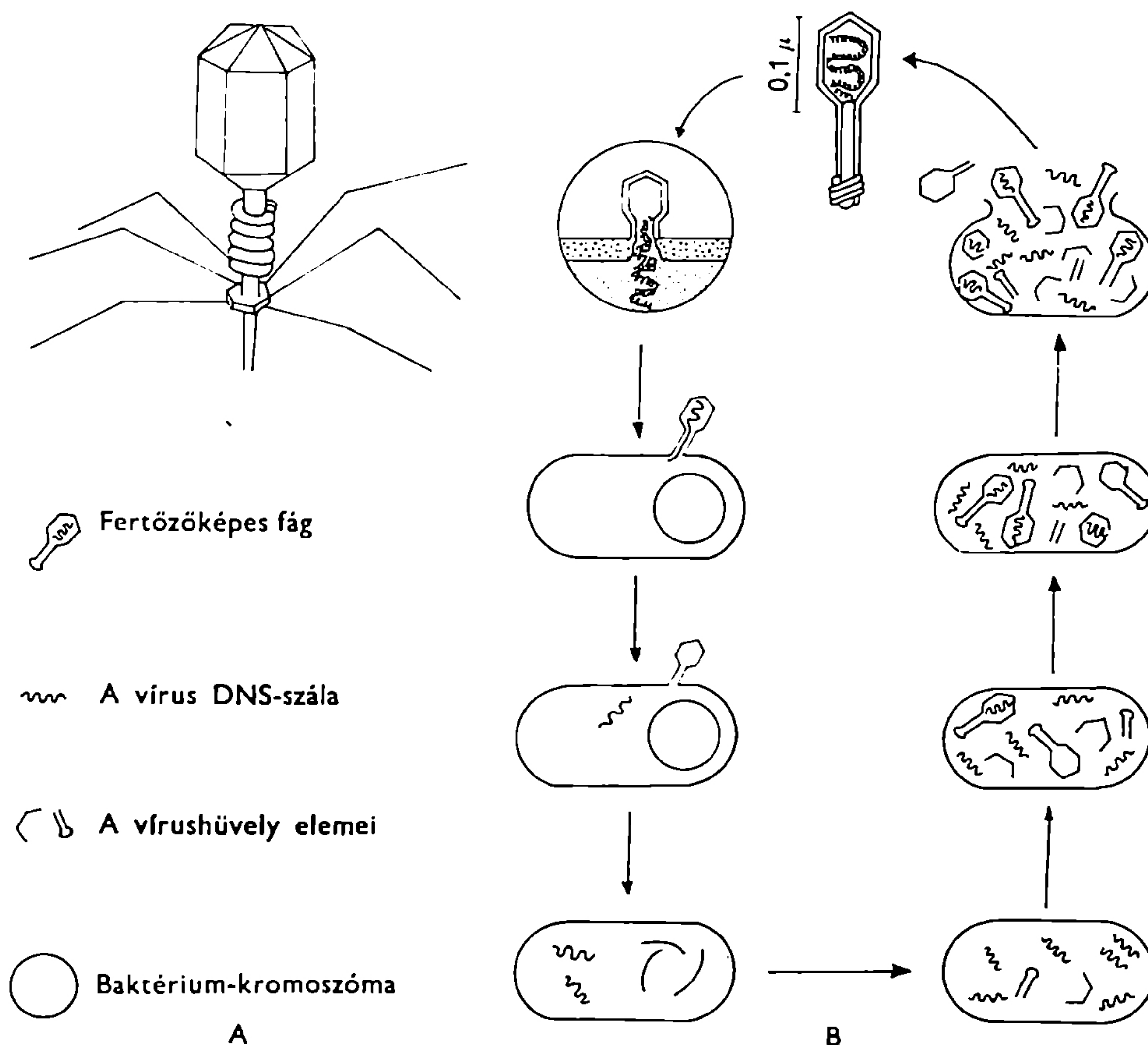
A PLAZMA GYARAPODÁSA

A protoplazma gyarapodása igen bonyolult folyamat, amennyiben egészen különböző anyagokból fajazonos testanyagok beépítését jelenti, mint amilyenek pl. a fehérjék és minden más vegyület, amely sejtépítő anyagként ismeretes. Mindezek az anyagok fajspecifikus módon a sejtben már jelenlevő „minta" alapján képződnek, vagyis a tápanyagok a szó betű szerinti értelmében asszimilálódnak, a már meglevőkhöz hasonlókká válnak. Amíg a kristályok növekedéséhez az anyalúgban a molekulák készen vannak és azok

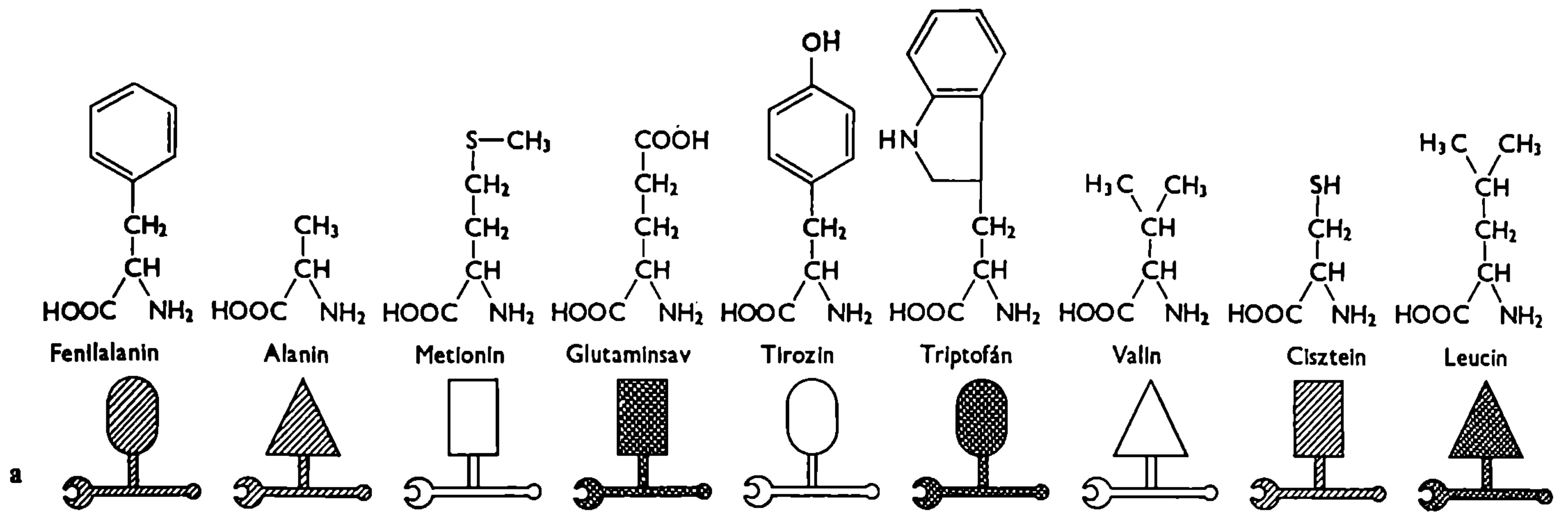
meghatározott törvények szerint egymásra rakódnak, addig itt a differenciálatlan tápanyag-molekulák bonyolult kémiai átalakulásokkal válnak sokoldalúan differenciált anyagokká, és csak egy második aktus során, az adott „minták" alapján épülnek be a protoplazma-struktúrába.

A tulajdonképpeni kontakt hatás és a plazmának bizonyos szerkezeti elemei, amelyekből az új molekulák megformálása kiindul, bizonyos esetekben láthatóvá válik. A fágokkal kapcsolatban kimutatták, hogy a présnedvvel átvihető fertőzést a vírus nukleinsavmolekulái hozzák létre. A vírusnukleinsav egyetlen molekulája elegendő ahhoz, hogy a fertőzött sejtben, a bevitt „minta" alapján számos molekula képződése induljon meg.

Az *Escherichia coli* bélbaktériumot fertőző T_2 nevű fág (320. ábra) fejrésze DNS-(dezoxiribonukleinsav) molekulát tartalmaz, melyet proteinburok vesz körül. Amikor a T_2 vírus megtámadja a koli bacillust, akkor farokrészével a baktérium felületére tapad. Az ábrán jól látható pálcikaszerű nyúlványaival megtámaszkodik, majd kiválasztott enzimjével a sejtfalat átjárhatóvá teszi. Ezután a farok vége a zárólemezig a baktérium testébe mélyed, és a csavar alakú rész összehúzódása követ-



320. ábra. A T_2 fág szerkezete (A) és szaporodása a baktériumsejtben (B)



a
Fenilalanin
Alanin
Metionin
Glutaminsav
Tirozin
Triptofán
Valin
Cisztein
Leucin
b

keztében a fehérje-fej DNS-tartalmát a farokrészen végigfutó csatornán át a baktérium testébe fecskendezi.

Amikor a vírus DNS-e egy baktériumot „megfertőzött", 20 percen belül a baktériumsejt felnyílik vagy feloldódik, és belőle a fertőző vírusnak mintegy 100, fej- és farki részből álló, kifejlett egyede lép ki (320. ábra). Tehát 20 perc alatt a vírus DNS-állománya a baktériumsejt állományát teljesen saját testévé alakította át. A jelenséget úgy is megfogalmazhatjuk, hogy a T_2 vírus a megfertőzött baktérium sejtjébe egy új molekula-konfiguráció szintézisének a tervét vitte be, és azt a kolisejt pontosan végre is hajtotta. A megfertőzött sejt tehát olyan új fehérjemolekula-részleteket hozott létre, amelyekre a vírus feji és farki részének felépítéséhez van szükség, és egyidejűleg a behatolt DNS-molekulához hasonló nukleinsavból álló fonalakat, azaz új DNS-molekulákat is készített. Ezután a vírus DNS-ének hosszú molekula-fonalai hirtelen felcsavarodnak, a protein „alegységek" köréje gyülekeznek, és létrehozzák a teljes T_2 vírus-részecskéket. Ezt a jelenséget másképpen nem is értékelhetjük, mint annak felismerésével, hogy a vírus genetikai anyaga legyőzte a baktériumsejt „törvényes" genetikai állományát és azt saját hatalmába kerítette. Ennek analógiájára képzeljük el a protoplazma gyarapodását is a saját DNS és RNS jelenlétében.

Fehérjét minden élő sejt képez – egyesek állandóan, mások csak bizonyos életciklusban. A létrehozott fehérjék, bár különböznek méretükben, alakjukban, általános fizikai és kémiai sajátságaikban, azonban valamennyinek közös vonása, hogy viszonylag egyszerű molekulájú aminosavakból van felépülve. A fehérjemolekula szintézise az aminosavakból formailag egyszerű folyamat. Az aminosavakat képzeljük el úgy, mint különböző alakú gyöngyöket, amelyekből változatos gyöngyfüzéreket lehet összeállítani (321. ábra). A lánc hossza és az aminosavak sorrendje az egyes fehérjékben természetesen más és más lesz, azonban a szerkezet lényeges része, a peptidkötés – vagyis: az egyik aminosav karboxil csoportja (a COOH) a láncban következő másik aminosav amino csoportjával (az NH_2-vel) kémiailag egyesül – minden molekulában azonos. Mindezt a 321. ábra szemlélteti.

Az alapterv (az öröklődő információ) letéteményese a DNS-molekula, amely meghatározza, hogy mennyi és milyen fehérjét kell a sejtnek felépítenie. A DNS közvetlenül nem vesz részt a fehérje szintézisében, mert a fehérje nem a sejtmagban, hanem a citoplazmában található riboszómákban (l. 25. oldal) keletkezik. Ezért valamilyen közvetítőre van szükség, amely a DNS-molekulától kapott információt a fehérjékhez továbbítja. A kísérleti eredmények alapján az alaptervet a sejtmagból információ formájában egy RNS- (ribonukleinsav) molekula szállítja a felépítés helyére, és egyben az aminosavak fehérjemolekulává való kapcsolódását is ez irányítja (322. ábra). Az információs RNS nukleotid láncolatának bizonyos szakaszai specifikusak a szállító RNS-molekulák kapcsolódására, amelyek viszont csak meghatározott aminosavakat szállítanak. A különböző szállító RNS-molekulához kapcsolt aminosavak az információs RNS-molekulák által meghatározott pozícióban helyezkednek el. Tehát a DNS szekvenciája az információs RNS-en keresztül – a szállító RNS közreműködésével – határozza meg a szintetizálandó fehérje aminosavszekvenciáját.

Az információs RNS szintézise és szerepe. Az információs RNS a sejtmagban a DNS-

◀ *321/*a. *ábra.* Az aminosavak közül kilencet absztrakt módon ábrázoltunk; minden építőelemnek jelképes kapcsolószerkezete van, amely az aminosav-idomokat összekapcsolja. (Felül a kémiai képleteket ábrázoltuk; alul az aminosav-szimbólumokat)

◀ *321/*b *ábra.* Az aminosavak kapcsolódása valóságos peptidkötésekkel (felül) és a jelképes illeszkedés (alul)

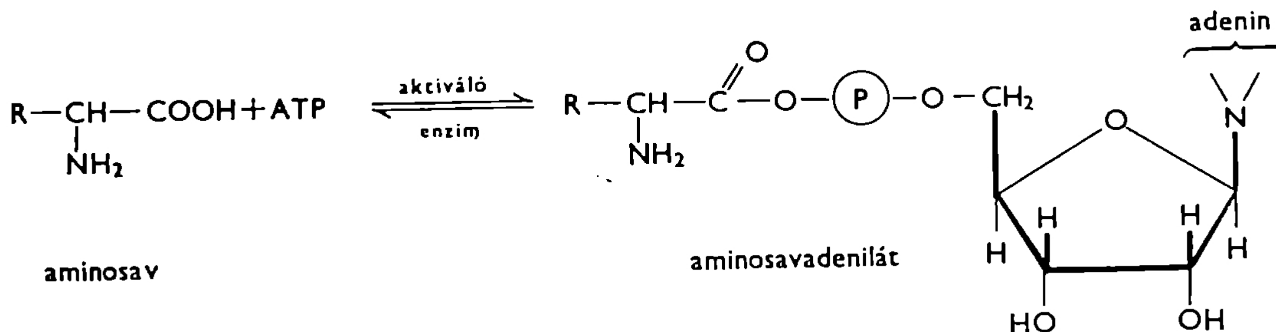
molekula mentén valószínűleg bázispárosodással jön létre. A DNS mind a kettős-helix, mind az egyes spirális formájában matricaként működhet, és a keletkezett DNS-nek nemcsak nukleotid-összetétele, hanem nukleotid-szekvenciája is a DNS megfelelője (komplementere). Amint az RNS-molekula a matricaként szereplő DNS-ről leválik, a riboszómák felületére tapad, ahol mint információ-átadó, a hordozó RNS-molekulák helyét hivatott meghatározni (322. ábra).*

A szállító RNS szerepe az aminosavak szállításában. A fehérje-szintézis a citoplazmatikus retikulumon ülő, vagy a szabadon álló riboszómákban (l. 25. old.) valósul meg (322. ábra). Eme 10–20 mμ átmérőjű testecskék felületén tapadnak meg az információs RNS-molekulák, és ezáltal válnak „aktív" riboszómákká. A tulajdonképpeni „fehérjegyár" tehát a riboszómákban van, és itt következik be az aminosavak meghatározott sorrendű összekapcsolódása is. Ezeket viszonylag kismolekulájú „oldható" RNS-molekulák** szállítják a riboszómákhoz, amelyeket e szerepük miatt szállító vagy transzfer RNS-nek nevezünk.

Amikor a különböző szállító RNS-molekulákat izolálták, kiderült, hogy minden aminosavnak legalább egy-egy szállító RNS-e van, de némelyiknek több is.*** A szállító RNS-ek némely tulajdonságukban hasonlók vagy azonosak, míg másokban különböznek. Nagy részüknek az egyik végén egy guanozin-5'-foszfát van, míg a másik végén valamennyi esetben CCA (citozin + citozin + adenin) bázisok találhatók. Az aminosav akceptor végének negyedik nukleotidjától kezdve a nukleotid szekvencia minden egyes átvivő RNS-molekulában más és más.

A szállító RNS csak akkor tudja feladatát teljesíteni, ha van egy aminosav-felismerő és egy információ-felismerő része. Az egyik egy enzim közreműködésével meghatározza, hogy a 20 aminosav közül melyik csatlakozzék a molekula CCA végéhez, a másik pedig az információs RNS-molekulán a megfelelő helyet ismeri fel, s ezáltal az aminosavat a megfelelő helyhez hozzáköti (322. ábra). Tehát az információ leolvasását a szállító RNS végzi.

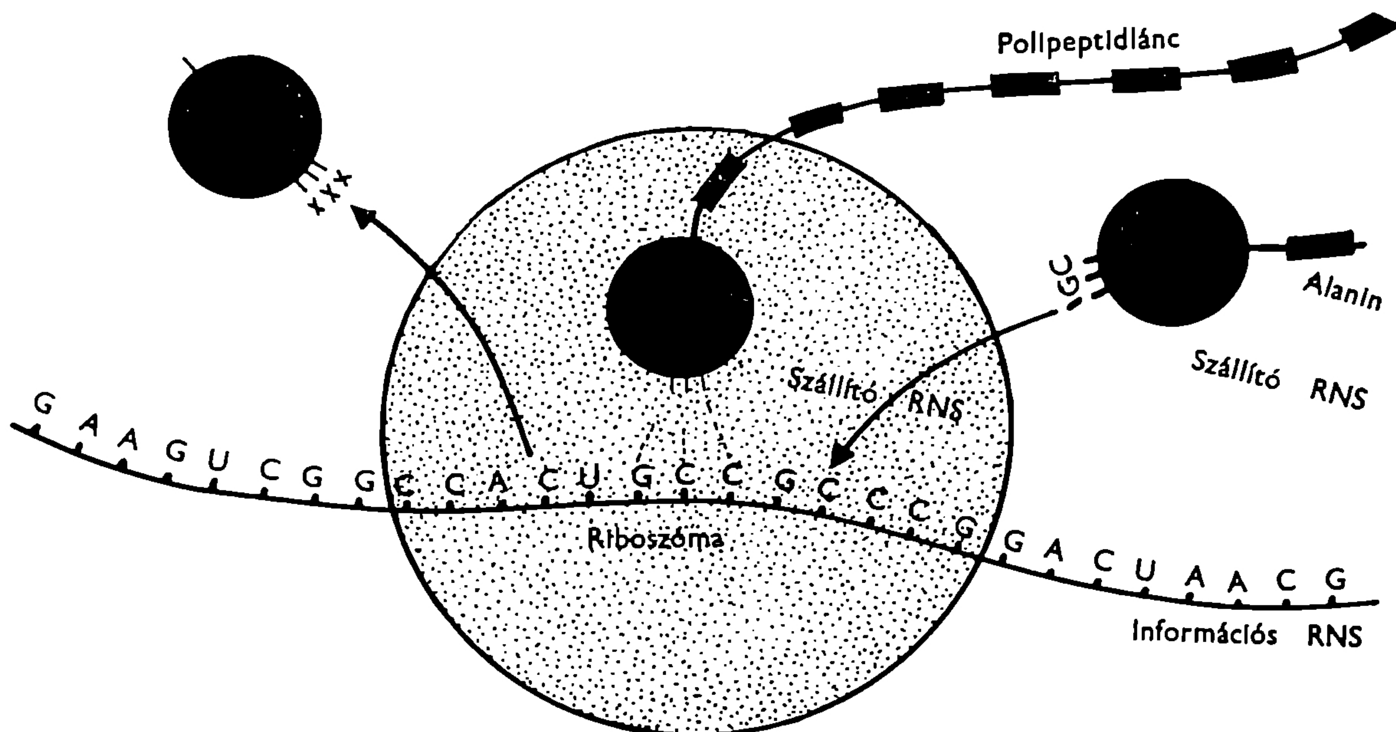
Az aminosavak aktiválódása. A 322. ábrán úgy jelöltük, hogy az egyes aminosavak a szállító RNS CCA végéhez kapcsolódnak. Ez a kapcsolódás azonban spontán nem jön létre; feltétele a karboxil csoportok „aktiválódása", ami viszont energiát igénylő folyamat.



* A *Bacillus subtilis*ban az információs RNS élete általában 2 perc, és ez idő alatt mintegy 10–20 protein-(fehérje) molekulát szintetizál.

** Mivel oldható, solubilis RNS-nek, röviden s-RNS-nek is nevezzük.

*** A transzfer RNS-ek közül jelenleg az alanin transzfer RNS bázis-szekvenciáját ismerjük, amelynek meghatározása Robert *W. Holley* és munkatársai nevéhez fűződik. Az alanin transzfer RNS 77 nukleotidot tartalmaz.



322. ábra. A szállító-RNS, a riboszóma és az információs-RNS együttes szerepe a fehérje-szintézis megvalósításában. Az ábra azt mutatja, hogy az alaninszállító-RNS a specifikus aminosavat (az alanint) a riboszómán ülő információs -RNS-hez szállítja és IGC kódjával (felismerő tripletjével) időlegesen az információs-RNS alanint meghatározó GCC kódjához (azonosító tripletjéhez) kapcsolódik. Egymásután természetesen több szállító-RNS viszi a maga saját aminosavmolekuláját, és ez az odaszállítás mindaddig folyik, amíg az információs-RNS egész „szövege leolvasásra" nem kerül

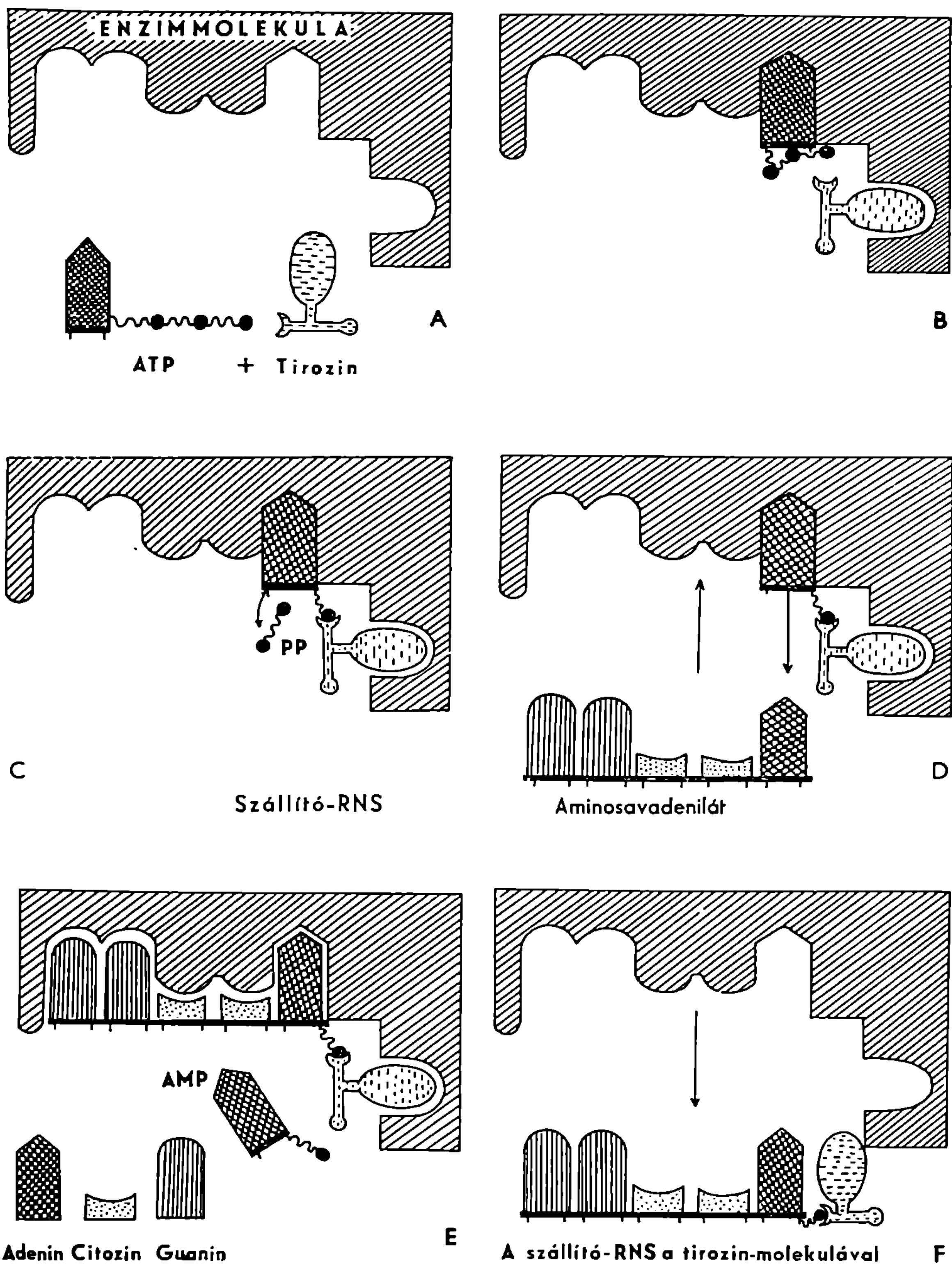
Az aktivitáshoz szükséges energiát az adenozintrifoszfát (ATP) adja. Ez az ATP-molekula a reakció során felhasad, és három foszfát csoportja közül kettő felszabadul, míg a visszamaradó adenozinmonoszfát (AMP) az aminosavhoz kapcsolódik az alábbi egyenlet szerint:

Ámde a reakció megvalósulásához a két anyagot megfelelő közelségbe kell hozni, amit viszont egy enzim valósít meg azáltal, hogy az aminosavat és az ATP-t egy megfelelő mechanikai keretben tartja (323. ábra, A). Amikor a reagáló molekulák a keretben elhelyezkedtek (323. ábra, B) – az aminosav az adenilsavval összekapcsolódik és a foszfát csoportok leválnak (323. ábra, C).

Az aktivált aminosav – vagyis az aminosavadenilát – a megfelelő szállító RNS-re kapcsolódik, és az AMP (adenozinmonofoszfát) felszabadul.

A polipeptid- és proteinláncok képződése. A fehérje-szintézisben az utolsó lépés a megfelelő pozícióban elhelyezkedő aminosavaknak proteinmolekulává való összekapcsolódása és a kész fehérjemolekula leoldódása a riboszómáról. Az aminosavak kapcsolódásában valószínűleg egy, esetleg több ún. transzfer enzim is részt vesz, és minden bizonnyal valamilyen „leoldó" enzim is szerepet kap. Ezután a „szállító" is leválik az információs RNS-ről, és újra a körfolyamatba kerül.

A szállító RNS-nek mint aminosavat beillesztő („adapter") molekulának a működése még sok tekintetben hipotetikus. Annyi azonban bizonyos, hogy a szállító RNS-láncban lenni kell egy olyan jelrendszernek, amely meghatározza, hogy melyik aminosavmolekulával kapcsolódjék.



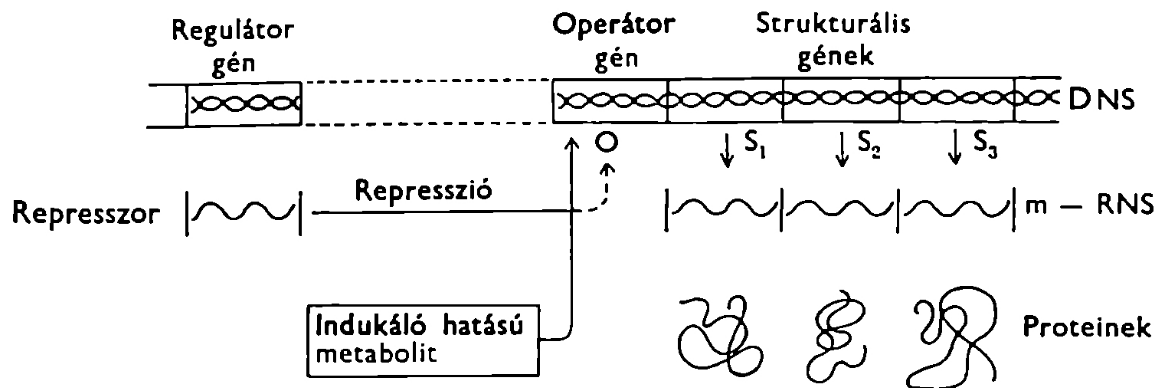
323. ábra. Az aminosav és a szállító-RNS kapcsolatának vázlata: A – az aktiválódási reakció partnerei; B és C – az ATP és a tirozinmolekula kapcsolódása a megfelelő enzim felületén; D és E – a szállító-RNS elhelyezkedése az enzimmolekulán és az AMP felszabadulása; F – a szállító-RNS és a tirozinmolekula kapcsolódása, valamint az enzimről való leválása

A sejt DNS-ében valamennyi fajlagos fehérje szintéziséhez szükséges nukleotid kombináció jelen van, azonban ez a potenciális képesség sohasem realizálódik teljes egészében. A sejt mindig csak azokat a fehérjéket szintetizálja, amelyekre pillanatnyilag szüksége van, míg a szükségtelenné váltak szintézisét beszünteti. Ez annyit jelent, hogy a fehérje-szintézis élettanilag célszerű szabályozásnak van alávetve, amelynek mechanizmusa röviden a következő.

Minden egyes „információs" RNS a DNS-molekulának meghatározott szakaszán, a bázispárosodás mechanizmusával szintetizálódik, vagyis a DNS nukleotidjainak a sorrendje lemásolódik. Egy-egy ilyen szigorúan meghatározott szakaszt *gén*nek nevezünk. Azon az alapon viszont, hogy a neki megfelelő fehérje struktúráját meghatározza, *strukturális gén*nek vagy *cisztron*nak mondjuk. A gének a szükségletnek megfelelően minden pillanatban képesek vagy képtelenek az információs RNS képzésére.

Ha a DNS valamelyik strukturális génjét működésében befolyásoljuk, akkor az tevékenységét beszünteti vagy megváltozott RNS-molekulát szintetizál. Vannak azonban olyan gének is, amelyeknek a sérülésekor nemcsak egyetlen, hanem számos fehérje szintézisében keletkezik rendellenesség. Úgy gondoljuk, hogy ilyenkor a strukturális gének egy része „felszabadul" bizonyos korrelatív, összehangolt gátlás alól és a fehérje-szintézist megindítják – tekintet nélkül arra, hogy szükséges-e vagy sem. Vagyis egyes gének nem a specifikus enzimek szerkezetét meghatározva működnek, hanem az ezt végző más gének működését szabályozzák. Ezeket a géneket *regulátor gén*nek nevezték el, megkülönböztetésül a strukturális génektől vagyis cisztronoktól. A szabályozó gének működése egy vagy több strukturális gént valósággal be- vagy kikapcsol. Ezek szerint a strukturális gének jelenléte csak lehetőséget jelent, egy olyan információt, amelynek felhasználása a regulációs géntől függ.

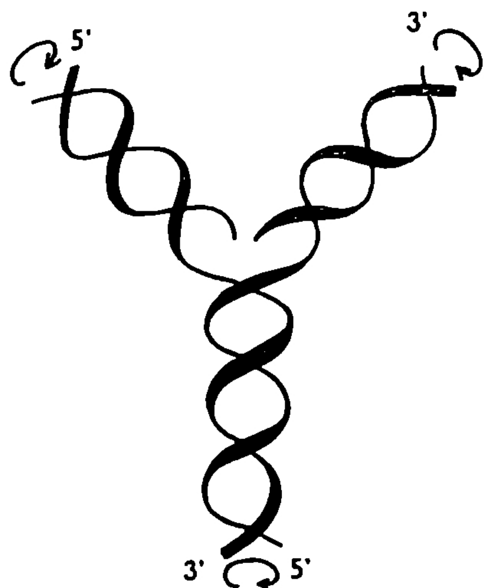
A regulátor gén a strukturális gének szintetizáló képességét szabályozza, gátló tevékenységével megakadályozva az olyan információs RNS-ek képződését, amelyek az adott pillanatban szükségtelen fehérjék szintetizálását közvetítenék. Megállapították, hogy a fentebb említett kétféle gén a DNS-molekulának különböző, távolabbi szakaszaiban foglal helyet, és a kettő közötti kapcsolatot valamilyen anyaghatás biztosítja, amit *represszor*nak neveztek el. Tehát a regulátor gén represszort termel, ugyanúgy, ahogy a strukturális gén az információs RNS-t létrehozza. Ezt a szabályozó mechanizmust *Monod* és *Jacob* Nobel-díjas kutatók „operon elmélete" magyarázza. Eszerint az együttműködő strukturális gének a kromoszómában egymás mellett helyezkednek el és közvetlenül kapcsolódik hozzájuk az „operátor" gén, amely a strukturális génekkel egy *„operont"* alkot. Amennyiben a regulátor gén által termelt represszor az operátorral reagál, az operon működése gátlás alá kerül, nem termel információs RNS-t. Az indukció viszont úgy valósul meg, hogy valamilyen anyagcsere-termék reagál a represszorral, azt leköti, így az operátor felszabadul a gátlás alól, és működni kezd. Ezt a szabályozó mechanizmust a 324. ábrán mutatjuk be.



324. ábra. A fehérje-szintézis ellenőrzése genetikai „represszorral". A regulátor gén a fehérjemolekula szintézisét a represszor révén szabályozza, amelyet a jelként szereplő anyagcseretermék megköt, és ezáltal a represszor aktivál vagy gátol aszerint, hogy a rendszer represssziós vagy indukciós természetű-e. A represszor aktív helyzetében az operátor gént megköti, ami azt eredményezi, hogy a strukturális gének az enzimeket szintetizálják

A SEJT OSZTÓDÁSA

A plazma gyarapodása következtében a sejt térfogata gyarapszik. Bizonyos nagyság elérése után azonban kettéosztódik és az anyasejtből két leánysejt (utódsejt) jön létre. A sejtosztódás bonyolult mechanizmusát és szakaszait (profázis stb.) már megismertük (l. I. köt. 17. oldal). Itt még kiegészítésként néhány olyan jelenségre kell rámutatnunk, amely a sejtmag és acitoplazma viszonylatában mint nagy jelentőségű tény csak az utóbbi években vált ismertté.



325. ábra. A szemikonzervatív DNS-replikáció vázlatos ábrázolása (*Delbrück* és *Stent* nyomán)

A plazma szerkezeti elemeinek gyarapodásával egyidőben a kromoszómák, illetve a génanyag (a DNS) megkettőződése is bekövetkezik az interfázisban. Ezért a profázisbalépő mag kromoszómái általában kétszer annyi anyagot tartalmaznak, mint a telofázisban. Az osztódó mag kromoszómáival ellentétben az interfázisban a kromoszómák kiterjedt állapotban vannak, így a DNS és a kromoszóma egyéb anyagainak (a matrixnak) a megkettőződése lehetséges.

A kromoszóma anyagának megduplázódása (a DNS replikációja) még sok spekulatív elemet tartalmaz, azonban feltételezzük, hogy ez magában foglalja a kettős helix (spirális) szétcsavarodását, valamint az egyes spirálok kiegészülését kettős helixszé a prekurzor molekulákból (325. ábra). Amennyiben a kromoszóma állományának megkettőződését nem követi a mag osztódása, vagyis nem lép be a profázis, úgy a replikáció többször megismétlődhet, és tetra, illetve poliploid sejtmagok (sejtek) jönnek létre.

A sejtosztódás ismert bonyolult folyamatai azonban csak akkor zajlanak le, ha az interfázisban mindazok az előkészületek megvalósulnak, amelyek a citoplazma anyagcseréjének aktiválásához szükségesek. Az anyagcsere irányítója a sejtmag, és egyben forrása mindannak az energiának és ún. prekurzor molekuláknak is, amelyek jelenléte nélkül a sejtosztódás nem valósulhat meg.

A profázisban két fontos mozzanat játszódik le, nevezetesen a kromoszómák összehúzódása és rendeződése, valamint az RNS kivándorlása a nukleóluszból vagy nukleóluszokból a citoplazmába. A profázis végén a maghártya is felszakad, de feldarabolódik a citoplazmatikus retikulum is, amely kisebb hólyagok formájában a citoplazma perifériáján helyezkedik el. A két folyamat egymással kapcsolatban van. Ez a jelenség arra mutat, hogy a citoplazma a mitózisban van szintetikus tevékenységének legmélyebb pontján.

A mitózis végén, a telofázisban a maghártya a citoplazmatikus retikulum hólyagocskáiból rekonstruálódik, ami valószínűleg kapcsolatban van a kromoszóma-fonalak kiterjedésével. Ugyanis ha valamely kromoszóma a többiektől eltávolodva, a citoplazmatikus retikulum vezikulumaival érintkezésbe jut, mikronukleusszá tud alakulni. A kromoszómák kiterjedésével egyidejűleg ismét megjelenik a nukleólusz mint „mag-organizátor", és a maganyag is újból szintetizálódik.

A sejtosztódás első látható következménye a *fragmoplaszt* megjelenése, azaz egy zónának a magorsó ekvátor- (középi) síkjában való kialakulása. Ez a fragmoplaszt RNS-ben gazdag és citoplazmatikus retikulum-szerkezetet tartalmaz, amely a magorsó ekvatoriális síkjában gyűlik össze. Feltételezzük, hogy ebből a citoplazmatikus retikulum-szerkezetből alakul ki az utódsejtek plazmalemmája és a két membrán közé választódik ki az a sejtlemez, amelyet középlamellának nevezünk. A citoplazmában ez időben világosan megfigyelhető a pektin szintézise, a cellulóznak a sejtlemezek mindkét oldalán való felhalmozódása, amelyből az utódsejtek saját cellulóz fala alakul ki.

Ma még nem tisztázott kérdés, hogy a sejtosztódás miként indul meg magától, és miként szűnik meg. Mivel a sejtosztódás a növények meghatározott részeire (pl. merisztematikus szöveteire) szorítkozik, ez arra enged következtetni, hogy azok szabályozása különböző nagyhatású anyagok jelenlététől függ. Igen valószínű, hogy a merisztematikus szövetekben a sejtosztódást indukáló anyagok hormonszerű vegyületek, amelyek más szövetekből hiányoznak, vagy pedig ott olyan anyagok vannak jelen, amelyek a sejtosztódást gátolják.

Az utóbbi években több olyan anyagot találtak, amelyek a sejtosztódást indukálják. Így pl. a *kinetin* (l. 504. oldal) az *auxin*nal együtt (l. később, 492. oldal) a dohány izolált bélszövetében a sejtosztódást megindítja. A szövettenyészetekkel beállított kísérletek arra mutatnak, hogy az osztódásban az auxin jelenléte bár szükséges, de a specifikusság a kinetinhez van kötve. Az auxint nem determináló, hanem hajlamosító faktornak tekintjük, mert olyan feltételt hoz létre a sejtekben, amelyeknek alapján – kinetin jelenlétében – az osztódás megindul. Vagyis az auxin a sejteket hajlamossá teszi (aktiválja) az osztódásra, amelyet a kinetin azután megvalósít. A kinetin elsődleges hatása ez esetben az RNS-szintézis fokozása, amely a fehérje-szintézishez vezet.

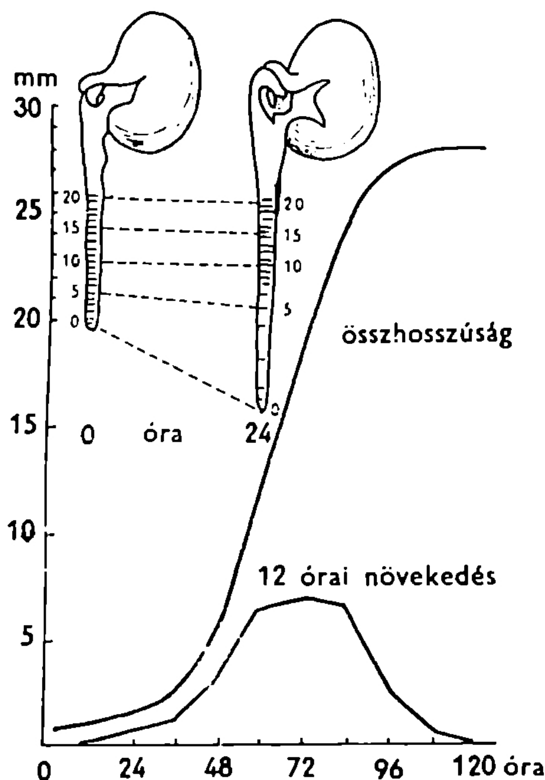
A sejtosztódást más – kémiailag még nem azonosított – anyagok is serkentik, amelyeket az almából, a paradicsomból és más növényekből izolálták. A *gibberellin* is képes fokozni a sejtosztódást a hajtástengely szubapikális – csúcs alatti – régiójában, de a tenyészőkúp csúcsrégiójában a sejtosztódásra nincs hatással.

Azt is feltételezhetjük, hogy a sejtosztódás aktiválását fitohormonok kormányozzák (l. 501. oldal), ami azonban nem jelenti azt, hogy a fentebb említett (kinetin, auxin, gibberellin) vegyületekkel lennének azonosak, amelyekkel a sejtosztódást mesterségesen meg lehet indítani. Azt viszont nem tudjuk, hogy az élő szervezetekből kimutatott *mitózismérgek* (acenaften, hexaklórciklohexán, kolchicin) és hasonló mitózist gátló anyagok a sejt-

osztódási folyamatok szabályozásában részt vesznek-e. Egyes fitohormonok magasabb koncentrációban a sejtosztódás aktivitását kétségtelenül csökkentik, éppen ezért kérdés, hogy vajon serkentenek-e vagy gátolnak. Valószínűleg csak az egyik funkció lehetséges, amely a mindenkori koncentrációtól függ.

Sérült növényi szövetekben ún. *seb-* vagy *nekrohormonok* mutathatók ki, amelyek a sejtosztódást kiváltják. A sérült burgonyaszövetben egy diffuzibilis anyag képződik, amely a szomszédos, de sértetlen sejteket osztódásra készteti, s ennek eredményeképpen a seb behegged. A sebkallusz képződése azonban elmarad, ha a vágási felületet alaposan kimossuk, majd ismét megindul, ha azt a gumóból nyert péppel bekenjük. A bab zöld hüvelyéből pl. *traumatint* vontak ki. Ez az anyag a sértetlen sejtekben nincs jelen, nyilván csak a megsérüléskor aktiválódik, kiváltván a szomszédos szövetek sejtosztódását, ami lehetővé teszi a sebfelület elzárását, az ún. sebkallusszal.

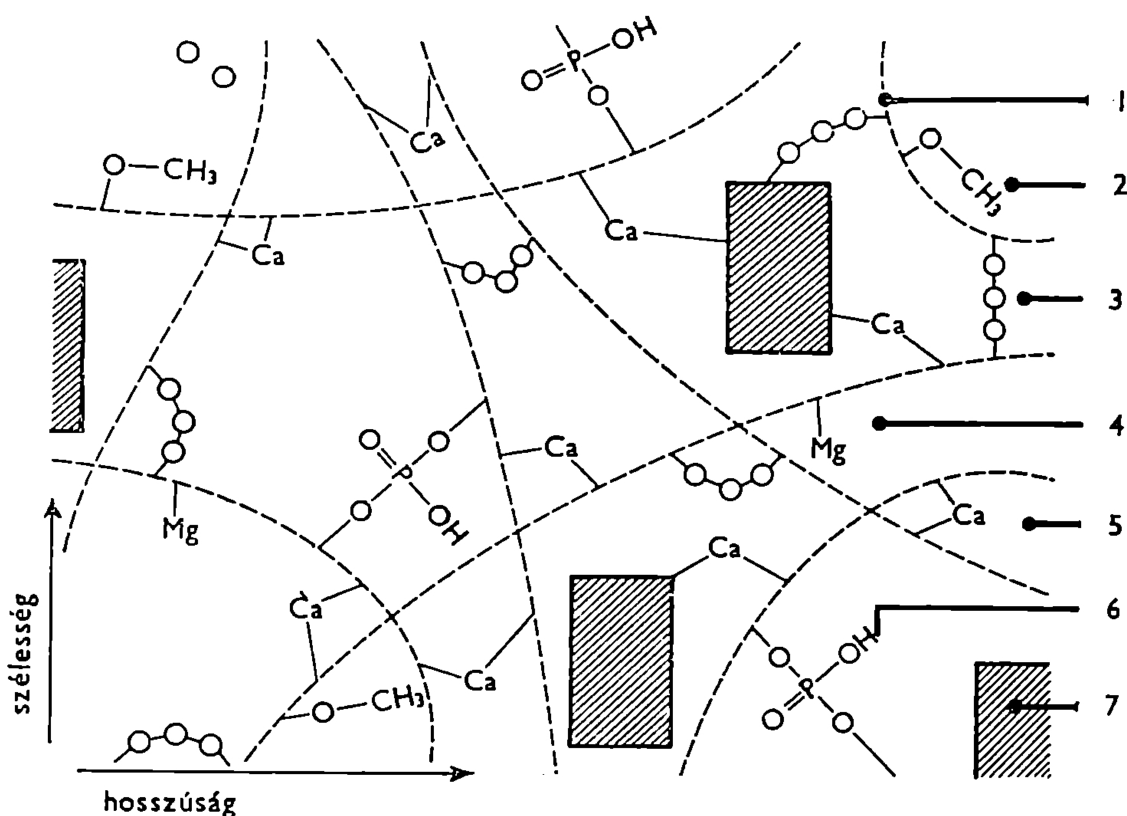
A MEGNYÚLÁSI NÖVEKEDÉS



326. ábra. A lóbab csíragyökerének növekedése 17 C°-on; a növekedési zóna 1 mm-es távolságokban van megjelölve, amelyek 24 óra múlva egymáshoz viszonyítva eltolódnak. A grafikon az eredetileg 1 mm hosszúságú zónának egymást követő megnyúlási mértékét szemlélteti (*Detmer* nyomán)

A növények növekedésének külsőleg is látható, legszembetűnőbb szakasza a megnyúlás, amelynek során a kicsiny, izodiametrikus merisztémasejtek eredeti térfogatuknak mintegy 20-szorosára növekednek. A sejtmegnyúlás során nemcsak a sejt térfogata nő meg jelentősen, hanem alakja is megváltozik, és benne a vízfelvétel következtében számos kis vakuólum keletkezik, amelyek egyetlen központi vakuólummá olvadnak össze (319. ábra). A víz felvétele, amely sokkal inkább a következménye a sejt megnyúlásának, mint előidézője, együttjár a fehérjetartalom és a sejtfal anyagának gyarapodásával is. A megnyúlási folyámat valódi növekedésből és bizonyos differenciálódásból áll. A különböző módszerekkel végzett mérések azt mutatják, hogy a növények egyes szervei vagy szervrészei nem egyszerre és nem azonos intenzitással növekednek. A növekedés időbeli előrehaladása jellegzetes görbét eredményez (326. ábra), amely azt mutatja, hogy a növekedés először lassú, majd gyorsul, végül a legnagyobb sebesség elérése után ismét csökken, egészen nullára. A megnyúlási zóna a hajtás- és a gyökércsúcs mögött közvetlenül az osztódó merisztéma mellett helyezkedik el, illetve a szalmaszárú növényekben az internódiumok – a csomók közti szártagok – alsó végén.

A sejtfal felületi növekedése tulajdonképpen plasztikus megnyúlás, amelynek mechanizmusa még nem ismeretes. Feltételezik,



327. ábra. A cellulózmembrán és az inkrusztáló anyagok vázlatos ábrázolása (*Preston* és *Hepton* nyomán): 1. pektinláncok; 2. metilcsoportos oldallánc; 3. hidrogénhíd; 4. magnéziumhíd; 5. kalciumhíd; 6. foszfáthíd; 7. cellulóz mikrofibrilla

hogy a cellulóz fibrilláris hálózatában a fibrillumok közötti tapadási pontok feloldódnak és más helyen újak képződnek, vagy a poliszacharidmolekulák intusszuszcepciójával (beékelődésével) új láncrészek képződnek.

A megnyúlási növekedést növényi vagy *fitohormonok* irányítják, s ebben az elsődleges szerep az auxiné, de a hatásmód még nincs tisztázva. Az egyik nézet szerint a sejtfalból a Ca-ionok kioldódnak, ezáltal a Ca-hidak felszakadnak, ami a fibrilláris hálózat tapadási pontjainak elbomlását és a cellulóz fibrillum hálózat fellazulását jelenti (327. ábra). Egy másik elképzelés szerint az auxin az új sejtfal-anyag szintézisét serkenti. Annyi kétségtelen, hogy az auxin a sejtfal plaszticitását növeli. Az auxin mellett természetesen más fitohormonok is befolyásolják a sejtfal kiterjedését, pl. a gibberellinek, amelyek az auxin hatását erősíthetik vagy csökkenthetik.

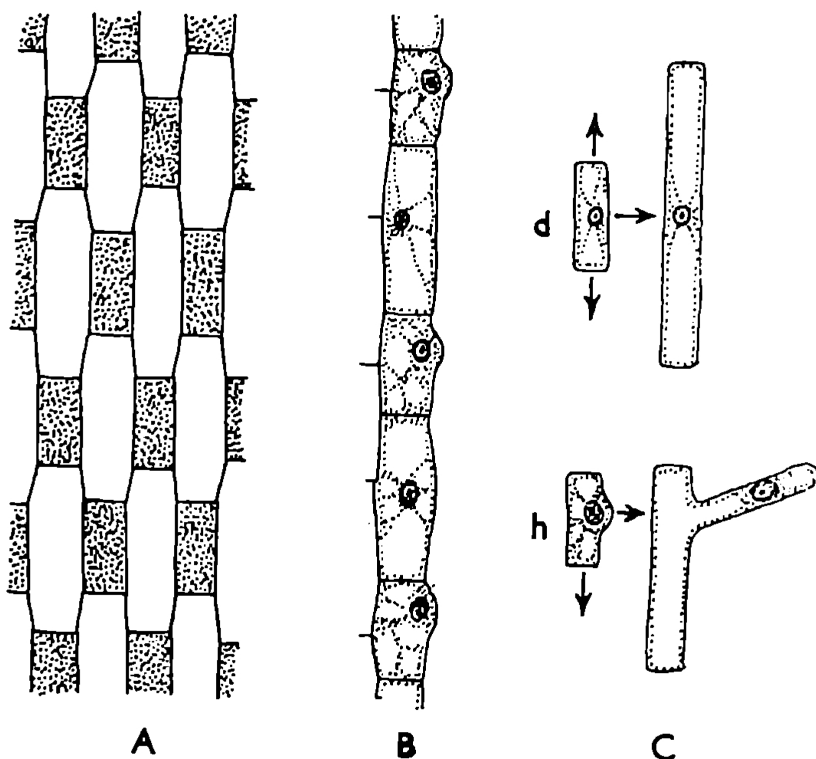
A borsó szárából és gyökeréből készített metszetsorozaton megállapították, hogy a sejtmegnyúlás folyamán az enzimek relatív aktivitásában és a sejt fehérjemennyiségében is változás van. Az új protein szintézise és a citoplazmás RNS szintézise a sejt megnyúlásával párhuzamosan halad, de az RNS összetétele változik. Változik továbbá a légzés aktivitása sejtenként, és a légzés érzékenysége a gátló anyagokra.

A differenciálódás tulajdonképpen már a sejt megnyúlása során elkezdődik, amelynek eredményeképpen nagyságban, formában, szerkezetben és fiziológiai sajátságok tekintetében nemcsak a merisztémasejtektől, de egymástól is különböző sejtek jönnek létre.

A differenciálódásnak két módja van: Az egyik esetben a környezet legjelentősebb tényezői a velük kölcsönhatásban levő sejteket fokozatosan átalakítják. Ez a hatás lehet serkentő és gátló. A környezeti tényezők serkentő hatására legjobb példa a sérült szövetek reparációja vagy regenerációja (l. 499. oldal). Különösen a kallusz-szövet differenciálódását tanulmányozták. A környező szövetek gátló hatásának legmeggyőzőbb példája a gyökérszőrök lokális növekedése, nevezetesen: azok mindig a kéregsejtek antiklinális falai fölött jelennek meg (328. ábra). A rizodermisz egy részének izolálásával – a kéregtől való elválasztásával – igazolták, hogy a központi szövethengerből valamilyen gátlás vezetődik a rizodermisz-sejtekhez. Rendes körülmények között csak az antiklinális falak mögött lévő rizodermisz-sejtek vannak védve a gátlással szemben, ezért csak ezek fejlesztenek gyökérszőröket, míg az izolált rhizodermisz valamennyi sejtje gyökérszőrré nő ki.

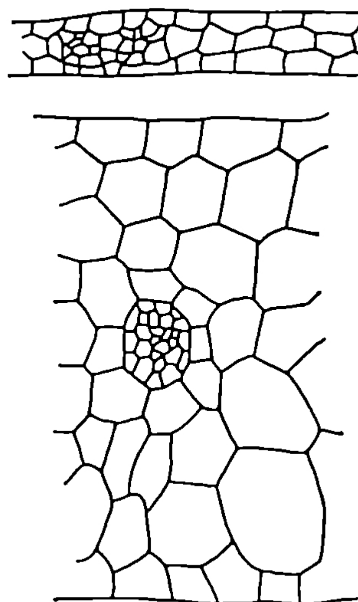
A differenciálódás másik típusán a jelleg megváltozása az adott sejtosztódás után következik be, és eltérő sajátságú sejtek képződnek. Ismét a gyökérszőr-képződés területéről említhetünk példát (328. ábra). A normális rizodermisz-sejtek *(d)* és a gyökérszőrsejtek *(h)* keletkezése a dermatogén sejtek egyenlőtlen (poláros) osztódására vezethető vissza. A gyökérszőr-sejtek polaritása tovább folytatódik, amennyiben a sejtnek csak az alsó fele vesz részt a megnyúlási növekedésben *(C)*.

A sejtosztódás során az embrionális szervekben a sejtfalak szabályszerű elrendeződése mutatható ki, amely látszólag egyben az illető szerv külső alakját is megszabja.



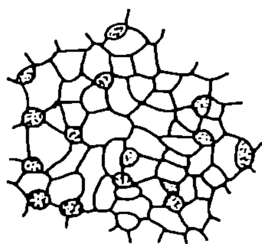
328. ábra. A gyökérszőrök poláris determinálódása a füvek gyökerén (*Bünning* és *Burström* nyomán): A – az epidermisz felületi nézete, ahol a gyökérszőrökké fejlődött sejtek pontozva vannak; B – a rhizodermisz hosszmetszete, a gyökérszőrökké fejlődő és tovább polarizálódó, valamint a már nem differenciálódó sejtek; C – a nem differenciálódó és gyökérszőrré fejlődő sejtek növekedése

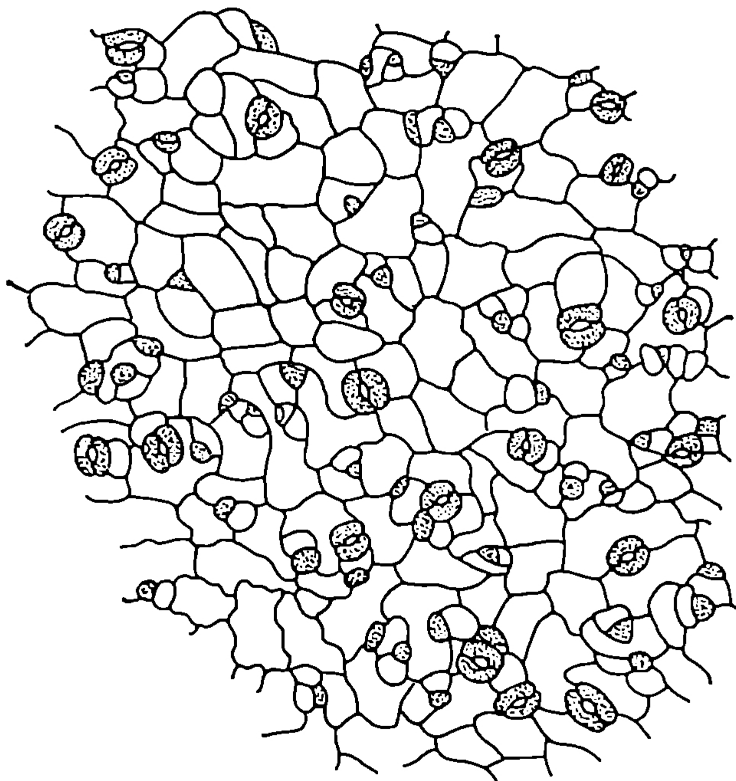
A differenciálódás lényeges faktorai a szövetekben kialakuló gradiensek is. Például a tunika rétegének epidermisszé való alakulásában lényeges lehet az atmoszférával való közvetlen érintkezés, de szerepe lehet annak a körülménynek is, hogy a szerv belső szöveteitől kifelé haladva csökken a hidratúra fok (a páratelítettségi fok), s növekszik az O_2 és CO_2 koncentrációja. Valószínűleg mindezek a tényezők – igen komplikált módon – együtt hatnak. A differenciálódást olyan „áthangolódásnak" kell tekintenünk, amely a módosító tényezők bizonyos koncentráció területén belül meghatározott irányban folynak. Ha a tényezők egy adott küszöbértéket átlépnek vagy alatta maradnak, akkor a folyamat más irányban halad. Ebben a folyamatban a sók, illetve az ionok is jelentősek. Például a levél mezofillumának fejlettsége a K^+ és Ca^{++} (kálium- és calcium-) ionok viszonyától, vagy a tápoldat koncentrációjától függ (329. ábra). Végül helyi anyagi és energetikai hatások is döntők lehetnek, amelyek meghatározott sejtekben és szövetekben különböző anyagcsere aktivitásokat okozhatnak.



329. ábra. A *Potamogeton crispus* levéllemeze normál tápoldatban (felül) és ötszörös koncentrációjú tápoldatban (alul)

Ez utóbbi eset a növények szerkezeti felépítéséből jól ismert differenciálódási minták keletkezéséhez vezet (330. ábra), amelyeknek létrejöttében az ún. „zárhatás" érvényesül. Ennek lényege az, hogy meghatározott módon





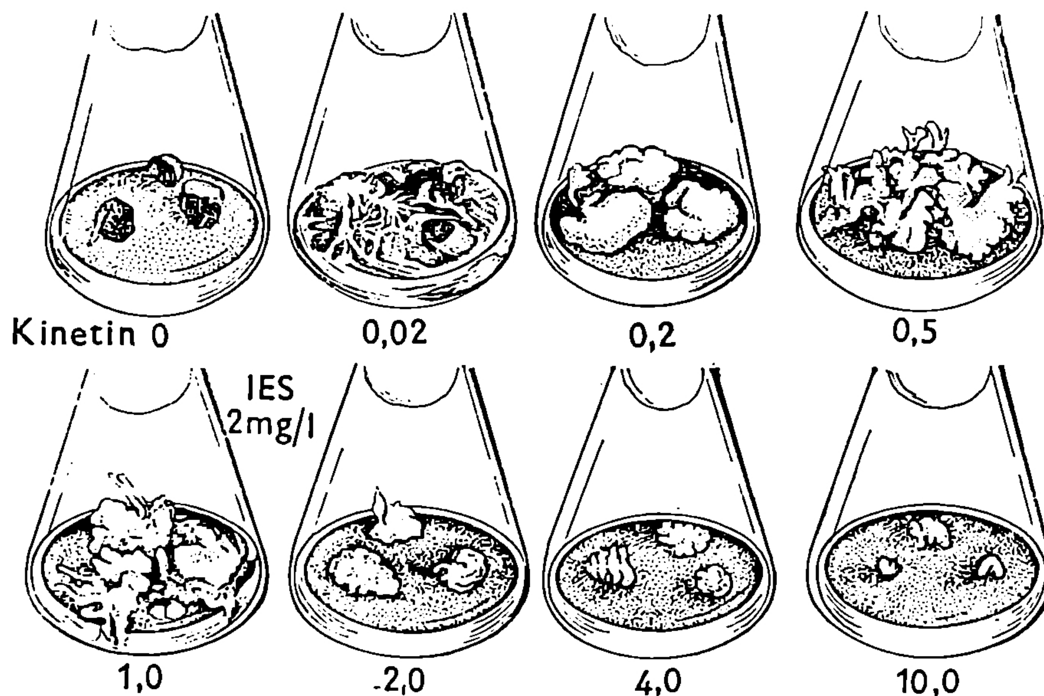
330. ábra. Az epidermisz differenciálódása a fiatal levélen a levegőnyílás-iniciálisok feltüntetésével. Amint az eredeti iniciálisok (baloldalt) a növekedés következtében egymástól eltávolodnak, a közöttük levő gátolt területek gátlása megszűnik és új iniciálisok keletkeznek (jobb oldalt); az idősebb iniciálisok már levegőnyílássá fejlődtek (*Bünning* és *Sagromsky* nyomán)

differenciálódott sejtek a környezetükben megakadályozzák a hasonló differenciálódási folyamatot. Például a levél epidermiszén a gázcserenyílások kezdeményeinek normális továbbfejlődése mindaddig akadályozva van, amíg a már meglevők az epidermisz felületi növekedése következtében annyira el nem távolodnak egymástól, hogy a „zárhatás" megszűnjön. Ezáltal a gátlási zónák között keletkező területeken új iniciálisok keletkeznek.

Skoog és munkatársai figyelték meg először, hogy a dohány bélszövetének kalluszából – kinetin és auxin jelenlétében, hosszú ideig tartó tenyésztéskor – a két stimulátor mennyiségétől függően gyökerek vagy rügyek képződnek.

Ha az ilyen szövetet – miután a kinetin és az auxin hatására azon kallusz-szövet fejlődött – olyan közegbe visszük át, amely 2 mg/l auxint (indolilecetsavat), de különböző mennyiségű kinetint tartalmaz, akkor 0,02 mg/l kinetin jelenlétében gyökér; 0,2 mg/l esetén növekvő differenciálatlan kallusz-szövet, 0,5–1 mg/l mennyiség jelenlétében pedig nagyszámú hajtásrügy képződik (331. ábra). Más mennyiségű auxin jelenlétében határozott növekedési vagy fejlődési mód jelentkezik, ha a kinetin mennyiségét megfelelő módon variáljuk. Általában alacsony kinetin/auxin arány: gyökérképződést; a közepes: differenciálatlan növekedést; míg a magas: hajtásképződést eredményez (331. ábra). Ebből a kísérletből arra következtethetünk, hogy mind a gyökér, mind a hajtás képzéséhez auxin és kinetin egyaránt szükséges, és a kettő mennyiségi viszonya határozza meg a növekedés jellegét. Ennek a problémának az alaposabb vizsgálata a fejlődési folyamatokat irányító „szervképzők" természetére ad felvilágosítást.

A példákat lehetne tovább sorolni, hiszen a differenciálódásban más faktorok is részt vesznek. De ez a néhány példa is meggyőzhetett bennünket arról, hogy a külső és belső tényezők milyen változatos módon irányítják a differenciálódást.



331. ábra. A kinetin és az auxin hatása a dohánybélszövet *in vitro* fejlődésére: minden edényben 2 mg/l β-indolilecetsav van. A kinetin koncentrációja az egyes edényeken van feltüntetve (*Skoog* és *Miller* nyomán)

A SZERVEK FEJLŐDÉSÉNEK BELSŐ SZABÁLYOZÓI

A sejteknek szövetekké, a szöveteknek szervekké való egyesülésében kell keresnünk azokat a tényezőket, amelyek az egyes sejtek esetében a növekedés és a differenciálódás irányának kezdeményezői és meghatározói. A sejt abban a környezetben, ahol helyet foglal, nemcsak a fény, a hőmérséklet és a víz hatásának van kitéve, hanem része annak a protoplazma-rendszernek (*symplast*nak) is, amely az anyagcsere folyamán anyagokat exportál és importál a szövetekbe.

Egy egysejtű alga működésének mechanizmusát a sejtmag, a citoplazma, a kloroplaszt, a mitochondrium, a mikroszóma, a citoplazmatikus retikulum és a hialoplazma határozza meg. Ezzel szemben a soksejtű szervezetekben extracelluláris, azaz: sejten kívüli kontroll határozza meg azokat az aktivitásokat, amelyek az osztódásra, megnyúlásra, szöveti specializálódásra, az anyagcsere-termékek bioszintézisére, a napsugár és a víz abszorpciójára, a transzlokációra stb. érvényesek. Így nemcsak sejten belül, hanem a sejtek között is van táplálkozásbeli kapcsolat, amely az egész organizmus tevékenységében részt vesz.

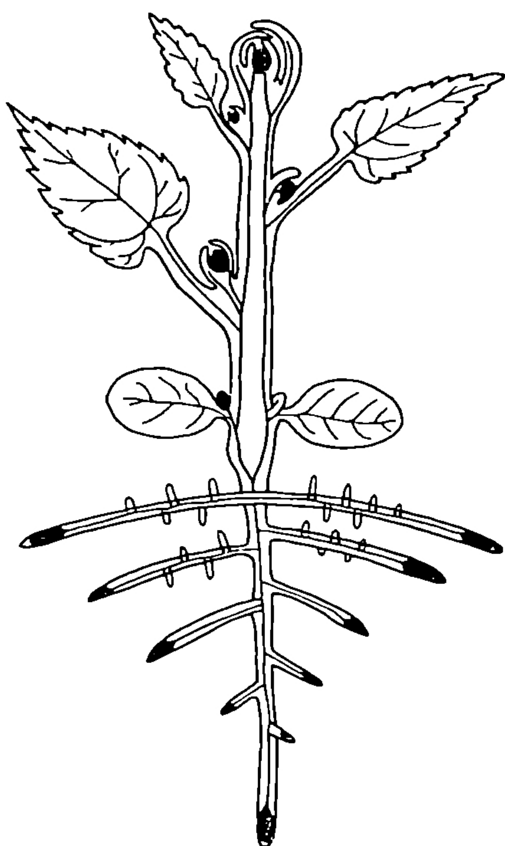
A soksejtű szervezetek másféle differenciálódást mutatnak, mint az egysejtű algák. A magasabbrendű növények sejtjeinek genetikai tulajdonságai különböznek az egysejtűekétől. A megtermékenyített petesejt soksejtű autotróf növénnyé képes fejlődni, vagyis *totipotens*. Sok sejt a fejlődés folyamán totipotenciáját megtartja, amint azt a szövettenyészetek technikája igazolja. Ezek képesek egész organizmussá regenerálódni. De a petesejt és a többi sejt képtelen autotrófiás – önálló táplálkozású – sejtté fejlődni. A virágos növények merisztéma-sejtjei igen magasfokú heterotrófiát mutatnak, és csak arra képesek, hogy nagyon speciális környezetben fenntartsák osztódó képességüket.

A szervek fejlődésében számos differenciálódási folyamat megy végbe, amelyeknek jól koordináltaknak kell lenniük. Ezeket még nem ismerjük teljesen, de bizonyos alapjelenségek lényegét már feltárták, így a polaritás, a korreláció és a determináció esetében, amelyekről a következőkben lesz szó.

POLARITÁS

Polaritáson a sejtek és a szervek fiziológiailag és morfológiailag eltérő jellegét értjük, amelyet különböző belső és külső tényezők váltanak ki. A polárosság igen stabilis tulajdonság, amely a szervek növekedési folyamatait döntő módon befolyásolja. A polaritás következtében a sejtek két pólusa különböző módon reagál a feltételekre. *Bünning*, kiváló német fiziológus a sejteknek ezt a tulajdonságát – nagyon találóan – a mágneséhez hasonlítja. Amiként a mágnesrúd mágneses tulajdonsága a molekulák mágnesességétől, úgy a növény polaritása az egyes sejtek polárosságától függ. A hasonlóság tovább is fokozható, mert amint a két ellentétes előjelű sarkot a mágneses rúd feldarabolt részein is megtaláljuk, ugyanúgy a polaritás jellege a növény hajtásainak feldarabolása után is megmarad, – vagyis az a tulajdonságuk, hogy felső részükön hajtást, alsó részükön gyökeret hoznak létre (334. ábra). Úgy tűnik, hogy a polaritás az evolucióhoz kapcsolódó jelenség, amely ha egyszer determinálódott, többnyire végleges marad.

A polaritás sok esetben csak *fiziológiai*, azaz semmiféle morfológiai elváltozás nem kíséri. Például a kambium-sejtek dipolaritását csak tevékenységük bizonyítja, amennyiben a szállítónyalábok képzése során eltérő szerkezetű és működésű sejteket hoznak létre. A vas-



332. ábra. A magvas növények hajtás- és gyökércsúcsának poláros elkülönülése

baktériumok az egyik végükön kétértékű vasat vesznek fel, a másik végükön háromértékűt választanak ki. Többnyire a fiziológiai polaritást *morfológiai differenciálódás* is kíséri, pl. az ostoros algák fényingerre érzékeny pólusán ostor fejlődik, míg az érzéketlen pólus ostor nélküli. A telepes növényeken vegetatív és generatív pólus, a fonalas moszatokon apikális – csúcsi irányú – osztódásra képes vezérsejt és egy bazális – gyökér irányú – rhizoid sejt különböztethető meg. A legszembetűnőbb a magvas növények hajtás- és gyökérpólusának a kialakulása, amely már a megtermékenyített petesejten (a zigótán) kialakul és az embrió fejlődése során is megfigyelhető (332. ábra).

A polaritás egy szerv egyetlen sejtjén is kimutatható, ami bizonyos anyagok poláris transzportjában, valamint abban nyilvánul meg, hogy a szöveti kötelékből kiemelt sejt fordított helyzetben visszatéve, nem növekszik tovább, míg eredeti helyzetébe visszahelyezve, ismét növekedik. A fákon és cserjéken oltások összenövését csak akkor remélhetjük, ha az oltóág alapi végét hozzuk érintkezésbe az alany apikális, vagyis csúcsi végével.

A POLARITÁS INDUKÁLÁSA

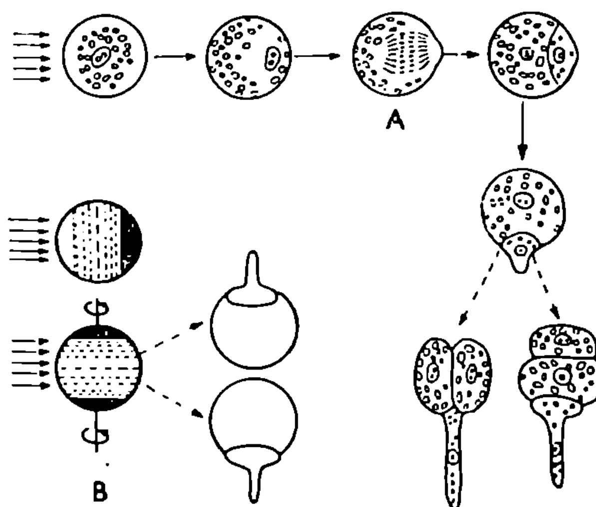
A surlófű vagy zsurló *(Equisetum)* spórájának polaritását egyoldalú megvilágítással indukálhatjuk. Az első változás abban nyilvánul meg, hogy a kloroplasztok a megvilágított oldalra, a sejtmag az árnyékos oldalra vándorol, így az első osztódás eredményeként egy nagyobb, plasztiszokban gazdagabb protalliumsejt és egy kisebb, plasztiszmentes vagy plasztiszokban szegény rhizoid sejt képződik (333. ábra/A). Ez utóbbiból lép ki a rhizoid tömlő. A protalliumsejt első osztódása lehet az inekvális osztódási falra merőleges, vagy azzal párhuzamos.

A polárosság kialakulásában azonban nem a fény iránya a döntő, amint azt az ábra alapján joggal feltételezzük, hanem az a fényintenzitás-grádiens – az adott helytől függő fényerősség értéke –, amely az egy oldalról megvilágított spóra ellentétes oldalán jelentkezik. Hogyan igazoljuk ezt a megállapítást kísérletileg? A 333/B. ábrán két spórát látunk, amelyek közül a felső egy oldalról van megvilágítva, az alsó hasonlóképpen, de közben a függőleges tengely körül forgatjuk. Így az alsó spóra két féltekéjén azonos megvilágítási viszonyok vannak, de a felső és alsó pólus egyforma mértékben sötétebb. Ennek megfelelően a rhizoid sejtek és a rhizoid tömlők a felső, illetve az alsó póluson alakulnak ki.

A spórák β-indolilecetsavat tartalmazó kapillárisok közelében a magasabb koncentráció felé fordult oldalukon hozzák létre a rhizoid sejteket. A lombosmoha spórái a minden oldalon egyenlő erősségű növekedési anyag hatására általában nem differenciálódnak és osz-

tódásra képtelen óriássejtekké fejlődnek. Mivel a magvas növények petesejtjei a magkezdemény szövetében számos külső hatástól védve vannak, ezért magában a sejtben kell keresni azokat a tényezőket, amelyek a magorsó-fonalak helyzetét meghatározzák.

A fény, a gravitációs erő és más hatások eltolódást hoznak létre elsősorban a növekedési anyagok eloszlásában, amelyek a csírasejt életében a tulajdonképpeni pólust determináló tényezőknek tekintendők. Az egyszer determinálódott polaritás többnyire végleges és maradó.

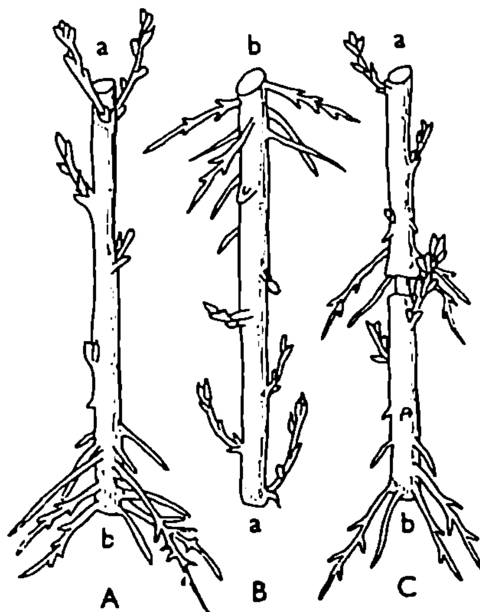


333. ábra. Az *Equisetum*-spóra polaritásának indukálása egyoldalú megvilágítással (A), majd egyoldalasan megvilágított és függőleges tengelye körül forgatott spóra differenciálódása (B)

Megállapításunk igazolására kísérjük figyelemmel a nedves térben felfüggesztett fűzfaágak új hajtásainak és gyökereinek a megjelenését. A lemetszett ág csúcsi (apikális) végén új hajtások, míg az alsó végén járulékos gyökerek fejlődnek (334. ábra, A), még akkor is, ha fordított helyzetben függesztjük fel (334. ábra, B).

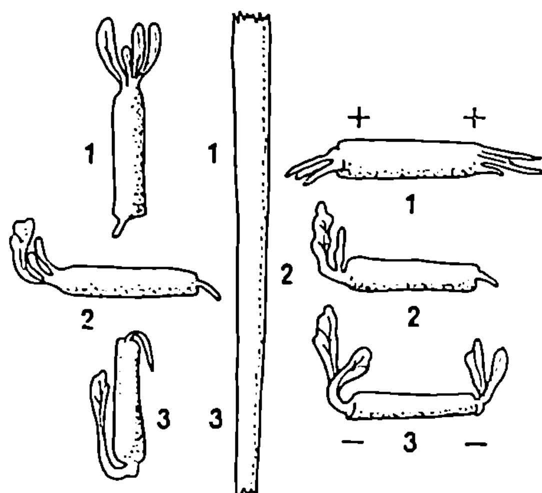
A fűzfaágak polaritását nyilvánvalóan a növekedési anyagoknak a bazális póluson található nagyobb koncentrációja határozza meg, amely azoknak a kéregben a bázis felé haladó áramlásán alapszik. Ha ezt az áramlást a kéreg meggyűrűzésével megakadályozzuk, akkor a hatás olyan lesz, mintha az ágat teljesen két részre vágnók szét, vagyis a gyűrűzés felett járulékos gyökerek, alatta pedig hajtások fejlődnek (334. ábra, C).

A kísérletből igen nagy valószínűséggel azt a következtetést vonhatjuk le, hogy *a polaritás oka* a kéregben lefelé vándorló és a felhalmozódás helyén mind a kallusz-, mind a járulékos gyökerek fejlődését serkentő *növekedési hormonok felgyülemlésében rejlik.* A növekedési anyagok eloszlását a gravitációs erővel (ha hosszú ideig hat) megváltoztathatjuk, és ezáltal a polaritást befolyásolhatjuk.



334. ábra. A fűzfaágak polaritása normális (A), fordított (B), és normális (C) helyzetben, de meggyűrűzve (a – apikális, b – bazális pólus; gyű – gyűrűzés helye; r – rügy; gy – gyökér (*Sachs* nyomán)

A polaritás és a növekedési anyagok koncentrációja közötti összefüggést igen megkapó módon igazolhatjuk a gyermekláncfű gyökerével végzett kísérletekkel. Vágjunk ki a *Taraxacum* függőleges rhizómájából három egyenlő hosszúságú darabot és figyeljük meg azok regenerálódását függőleges, vízszintes, és megfordított függőleges helyzetben (335. ábra). Mindhárom esetben az apikális végen hajtások, a bazális részen gyökerek képződnek.



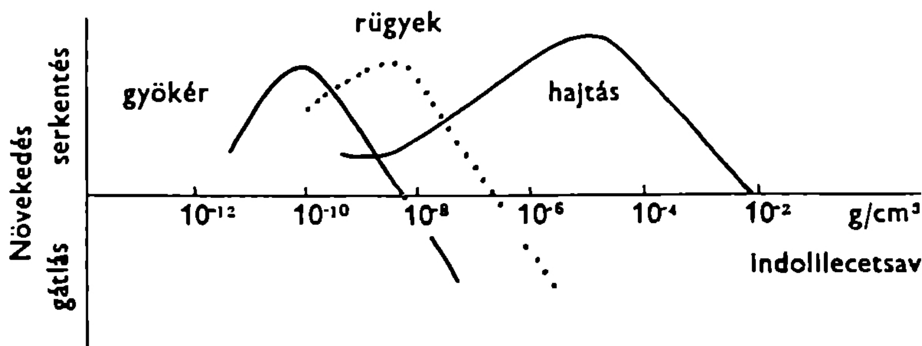
335. ábra. A *Taraxacum*-rhizóma regenerálódása és polaritása (*Warmke* nyomán)

Egészen más eredményt kapunk akkor, ha a növekedési anyag eloszlását mesterségesen befolyásoljuk. Ha a vízszintes helyzetű rhizómadarab mindkét végéhez β-indolilecetsavat adunk (+), csak gyökerek képződnek; amikor a növekedési anyagok mennyiségét csökkentjük (–) azáltal, hogy azt kimossuk és gátló anyagokat (pl. szalicilsavat) adagolunk, akkor hajtások jönnek létre. A kontroll normálisan viselkedik.

A POLARITÁS MAGYARÁZATA

A felsorolt példákból úgy látjuk, hogy a polaritás jelensége az auxinnak – esetleg más, közelebbről még nem ismert egyéb tényezőknek – az egyenlőtlen eloszlására vezethető vissza. Ebben a kérdésben még nincs végleges állásfoglalás. Sokan az auxin-grádienseket nem oknak, hanem következménynek tekintik. Tény az, hogy a polaritás növekedési anyag-grádienseket hoz létre, ugyanakkor azonban ezek a grádiensek erősítik a polaritást. Mindinkább túlsúlyra jut azonban az a felfogás, hogy a polaritás lényege a különböző grádiensek jelenlétében keresendő. Eszerint minden külső tényező, amely a különböző anyagok vagy aktivitások belső eloszlásának megváltoztatásával grádienseket tud létrehozni, egyben a polarítás jelenség kiváltója is.

A magasabbrendű növényekben a polaritás legszembetűnőbben a hajtáspólus és a gyökérpólus elkülönülésében nyilvánul meg. A hajtások optimális *növekedéséhez* az auxin magas koncentrációja, a gyökérnövekedéshez alacsony koncentrációja szükséges (336. ábra). Ugyanezen szerveknek a *képződéséhez* szükséges auxin-igény éppen fordított, amennyiben a magas auxinkoncentráció a gyökerek, az alacsony a rügyek kialakulásának kedvez. Ez a tény az auxin poláris szállításán alapuló auxin-grádienst figyelembe véve azt jelenti, hogy a hajtások serkentik a járulékos gyökérképződést, ugyanakkor gátolják a rügyszerveződést. A gyökerekben viszont gátló anyagok (auxin-antagonisták) keletkeznek, amelyek a járulékos gyökér kialakulását gátolják. Ez a gátló hatás azonban a gyökér eltávolításával megszűnik. *Az elmondottak szerint a növény hajtásrendszere fiziológiai egyensúlyban van,* mert a hajtásrendszer gyökérképzést serkentő hatását a gyökérrendszer gátló hatása ellensúlyozza. Ezért rendes körülmények között sem járulékos gyökerek,



336. ábra. A növény különböző szerveinek auxin-érzékenysége

sem járulékos rügyek nem képződnek. Ha a növényt ebből az egyensúlyi helyzetéből kimozdítjuk – pl. azáltal, hogy az ágat feldaraboljuk, (amint azt a fűzfaág és a *Taraxacum* rhizómája) esetében láttuk), akkor az auxin poláros szállítása következtében az ágdarabok alsó végén az auxinkoncentráció emelkedik, és megindul a gyökérképzés.

Bár az auxin felhalmozódása rendkívüli fontosságú a gyökérképződés folyamatában, mégsem tekinthető az egyedüli specifikus szervképző anyagnak.

KORRELÁCIÓ

Egy-egy szervezeten belül nemcsak a szomszédos vagy közeli szervek vannak egymásra hatással, hanem az egymástól távol levők is. A szervek között fennálló kapcsolatokat, vagyis *azt a hatást, amelyet a növény egyik része valamely másik rész kifejlődésére és működésére gyakorol, korrelációnak nevezzük.* A korreláció tulajdonképpen nem egyéb, mint a szervezet egységét biztosító szabályozás megnyilvánulása, amely főleg hormonális befolyáson alapul.

AZ EGÉSZ ÉS A RÉSZ VISZONYA

Az az általános tapasztalat, hogy minden differenciált növényi rész, amely sejtosztódási képességét a fejlődés folyamán elvesztette, fiziológiailag öregszik és hamarosan természetes halállal elpusztul. Ez a megállapítás a lomblevelekre is érvényes, amelyek a tél hidege vagy a nyár szárazsága nélkül is korlátolt élettartamúak.

Hogy egy lomblevél sejtosztódása és növekedése mikor fejeződik be, mikor éri el teljes nagyságát, és mikor kezd elöregedni, az nagymértékben más növényrészek korrelációjától függ. Kifejlett levelekből vett sejtkomplexusok szövettenyészetben megőrzik osztódó képességüket, sőt a *Begonia* levéldarabkájából a korrelatív gátlás megszűnése következtében egész organizmus tud regenerálódni (l. 500. oldal). A dohánynak az alsó levelei halnak el először. Ezt már akkor megfigyelhetjük, amikor a felső hajtásrégióban még új levelek képződnek. Az analízisek arra mutatnak, hogy az alsó levelek elsorvadása kapcsolatos a plazma értékes építőanyagainak (N, P, K stb.) az alsó levelekből a fiatalabb levelekbe való áthelyeződésével, amelyek „életerősebbek". A virágok és a belőlük keletkező termések még nagyobb vitalitást mutatnak, amelyeknek nemcsak az idősebb, hanem a fiatalabb vegetatív részek is áldozatul esnek.

Az erősebb és gyengébb vitalitású részek közötti konkurrencia kihat az életfontosságú anyagok eloszlására. A dohány esetében mind a növekedés, mind a nitrogén felvétele a gyökerek aktivitásától függ, amelyet a virágok fellépése átmenetileg fékez, vagy teljesen visszaszorít. Ebben az időpontban a növények össz-nitrogéntartalma vagy csak lényegtelenül, vagy egyáltalán nem szaporodik, hanem a fiatal levelek az idősebb részek rovására, a virágok pedig valamennyi vegetatív rész terhére növekednek. Hogy a gyökerek miért szüntetik be a virágzatképzés idején a tevékenységüket, az még tisztázatlan kérdés.

Amennyiben a levél sárgulását az öregedés látható jelének tekintjük, annak oka valójában a gyökerek elégtelen működése. Ezért a gyökerek aktiválásával, *a konkurrencia elhárításával a levelek életkorát meg lehet hosszabbítani.*

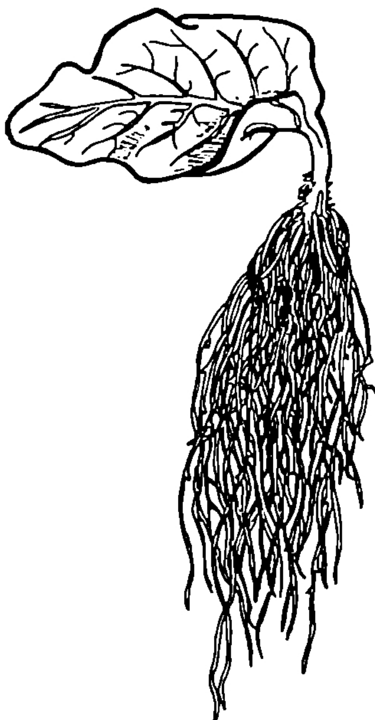
Ha egy elsárgult alsó, idős levelet – amely normális körülmények között hamarosan elhalna – 0,05–0,1 mol-os ammóniumnitrát-oldattal bepermetezzük, az a tápoldatot gyorsan reszorbeálja.

Az ilyen levél nemcsak hosszabb ideig marad zöld, hanem elvesztett klorofilltartalmának nagy részét is pótolja, s növekedése újra megindul. Mivel a borda közötti *(interkosztális)* részek gyorsabban növekednek, mint az erek – a levél fodrossá válik.

Egy adott levél nitrogén-egyensúlyának javítása tehát elegendő az olyan folyamat kiváltásához, amelyet „visszafiatalodásnak" nevezhetünk, ha az elsárgulást az öregedés jelének tekintjük. Egyidejűleg az is világossá válik, hogy egy levél csak olyan feltételek között fejlődhet, amilyet a növény – mint egész – lehetővé tesz számára, és e korreláció megzavarásával lényeges változásokat idézhetünk elő. Ha egy dohány valamennyi fiatal és idős levelét, továbbá nyugalmi állapotú hónaljrügyeit – egy vagy néhány elsárgult, de még turgeszcens levél kivételével – eltávolítjuk, akkor az ilyen „egylevelű növény" számára az egész növény gyökérzete rendelkezésre áll. Az ilyen levél gyorsan megzöldül még akkor is, ha csaknem teljesen sárga volt, s rövid idő múlva klorofill- és fehérjetartalma a normális mennyiségre szaporodik.

A gyökereknek nemcsak táplálékfelvevő és asszimiláló szerepük, hanem az életkort meghosszabbító hatásuk is van, amely akkor is jelentkezik, ha a levelet nedves légkörben tartva permetezéssel tápláljuk. Viszont a gyökerek eltávolítása után a levél hamarosan sárgul – a továbbtáplálás ellenére is.

Valószínű tehát, hogy a gyökérben képződő anyagok jelentős szerepet játszanak a levelek megfiatalításában, illetőleg életének meghosszabbításában. Amennyiben egy gyökeres levéldugvány az első kritikus heteken túljutott, rendkívül gyorsan növekedni kezd (337. ábra). Dohánydugványokat több mint 100 napig életben tartottak, és ez idő alatt szárazsúlyuk és fehérjetartalmuk az idővel megközelítőleg egyenes arányban nőtt, és a kiindulási érték tízszeresére emelkedett. A fiatal gyökerek glutamint, továbbá specifikus gyökéranyagokat (nikotint, szkopoletint) szintetizáltak, amelyek a nem redukált nitráttal együtt a levéllemezbe vezetődtek és ott passzívan felhalmozódtak.



337. ábra. Meggyökereztetett öreg dohánylevél dugványa (*Mothes* nyomán)

A LEVELEK BEFOLYÁSA

A növekedési hormonok jelentős része a levelekben szintetizálódik. A levéllemezből szállított auxin hatással van a levélnyél fejlődésére, annak növekedése a levéllemez leválasztása után abbamarad, sőt le is dobódik, tehát a levélnyél fennmaradását hormon szabályozza. A levélnyél lehullását megakadályozhatjuk, sőt növekedését újból helyreállíthatjuk, ha a lemeztől megfosztott csonkra növekedési anyagot viszünk. A lehullás elmaradása azonban azon alapul, hogy a levélalapon a leválasztó szövetréteg kialakulása gátolva van.

A *Bryophyllum* fajok levelein képződő járulékos (adventív) rügyek normális nyugalmi állapotát feltételesen azzal a gátló hatással magyarázzuk, amely a levelek növekedési anyagtartalmával hozható kapcsolatba. Minthogy az auxin a fiatal levelekben bőségesebb, mint az idősebbekben, érthető, hogy a rügyek csak az idősebb (alsó) leveleken hajtanak, a felsőkön nyugalmi állapotban vannak.

A csúcsrügyek hormonális úton gátolják a hajtás alsóbb rügyeinek a kifeslését. A jelenséget *apikális dominanciá*nak nevezzük. Ezt a gátló hatást a szállítónyalábok átmetszésével vagy a csúcsrügy eltávolításával meg tudjuk szüntetni. Auxin hozzáadására azonban a fejlődési gátlás megmarad.

Ha a lóbab (*Vicia faba*) vagy a nagyvirágú kecskebab (*Phaseolus multiflorus*) csíranövényét lefejezzük, és az epikotil csonkra indolilecetsav tartalmú pasztát kenünk – az oldalrügyek kihajtása továbbra is gátolva lesz, míg egyszerű dekapitálás esetében (auxin kezelés nélkül) kihajtanak.

A napraforgó szára nem ágazik el, annak ellenére, hogy minden levél hónaljában képződik oldalrügy. Ezek a rügyek alvó állapotban maradnak és a növénnyel együtt elpusztulnak. Ha a szár csúcsát levágjuk, akkor az oldalrügyek egy része kihajt, s a napraforgó egy virágzat helyett több virágzatot hoz.

Távolítsuk el a fenyő negatív geotrópos és sugaras szimmetriájú csúcshajtását: helyette egy vagy több diageotrópos, dorziventrális oldalág alakul negatív geotróposssá és radiális szimmetriájúvá. Tehát az oldalág dorziventralitása és diageotrópossága a csúcshajtás jelenlétének volt a következménye.

Már említettük, hogy a differenciálódás során az öröklött sajátosságoknak csak egy része realizálódik, ami azonban nem jelenti azt, hogy a nem realizálódott tulajdonságok eltűnnek. Nagyon könnyen igazolhatjuk, hogy a korrelatív gátlás felfüggesztése következtében a már differenciálódott sejtek embrionális állapotba térnek vissza, és belőlük bármilyen szerv, sőt az egész egyed regenerálódhat.

REGENERÁCIÓ

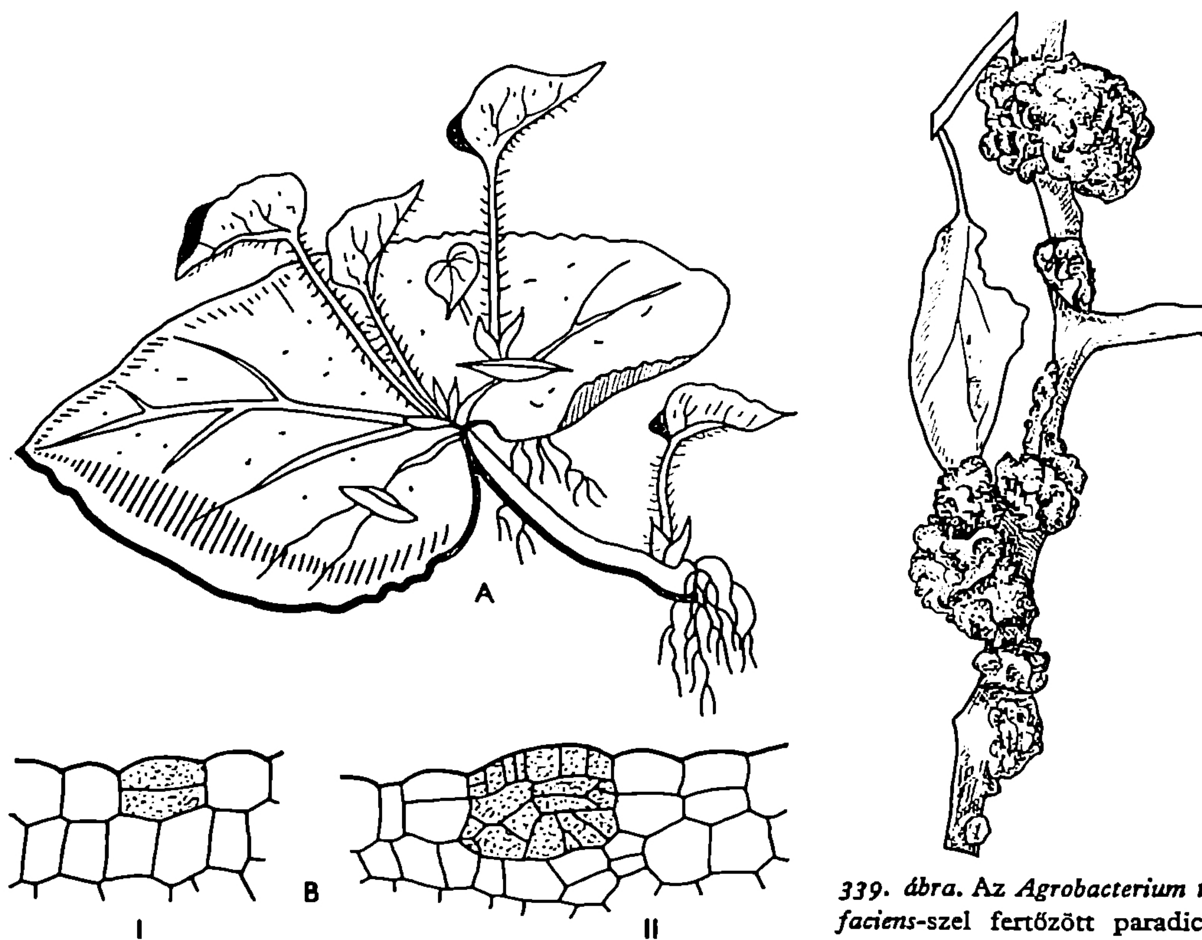
A regenerációnak jól ismert példája a *Begonia*-levelek szaporítása. A lemetszett és nedves homokra helyezett leveleken nemcsak a levélnyél végén fejlődnek gyökerek, hanem a levél lemezén is, különösen akkor, ha néhány levéleret bemetszünk. Ez esetben egész tenyészőkúp újraképződése indul meg, amelyből új növény fejlődik (338. ábra *A*). A mikroszkópos vizsgálatok azt mutatják (338. ábra *B*), hogy a levél egyik véglegesen kialakult epidermiszsejtje közvetlenül a metszés közelében, ismét embrionálissá válik, és osztódó képességét visszanyerve, tenyészőkúpot hoz létre, amelyből új növény fejlődik.

Ebben az esetben világos, hogy a regenerálódás kiindulási pontját jelentő sejt mindazokkal a képességekkel rendelkezik, amelyek az egész *Begonia* növény kialakulásához szükségesek, függetlenül attól, hogy a levél szövetében már epidermisz-sejtté differenciálódott, s teljesen egyoldalú funkció betöltésére volt hivatva. Mindaddig, amíg a levél az anyanövénnyel összeköttetésben állt, a növény mint „egész" az epidermisz eme sejtjére olyan befolyással volt, amely megakadályozta a nyugvó fejlődési lehetőségek kibontakozását, illetve csak egyetlen potencia érvényesülhetett, nevezetesen az, hogy epidermisz-sejtté alakulhasson.

A növények regenerációs képességét felhasználhatjuk két különböző fajhoz tartozó növényi rész összenövesztésére is, amikor a gyökeres alanyra a hajtásképző oltóágat ültetjük át. Igen gyakori eset, hogy két partner egymásra oltása nem sikerül, illetve a megeredt oltás előbb vagy utóbb elpusztul. Ilyenkor fiziológiai összeférhetetlenségről (*inkompatibilitás*ról) beszélünk. Az inkompatibilitás nem függ össze szorosan a rokonsági kapcsolattal. Sokszor ugyanazon faj összeférhetetlen, és távoli nemzetségek jól egymásra olthatók.

Röviden meg kell emlékezni a *növényi rák* hatásáról, amelyet egy baktérium, nevezetesen az *Agrobacterium tumefaciens* hoz létre. A sebkallusszal ellentétben a rákszövet növekedése korlátlan, rosszindulatú, megfordíthatatlan differenciálódási képességét és polaritását – a normális szövetekkel ellentétben – elvesztette, és fiziológiailag a fertőzés helyétől távoli helyeken másodlagos tumorokat (339. ábra) *(metasztáziát)* képes létrehozni. A baktériumok, amelyek a tumorképződést indukálják – a tumorszövet további növekedéséhez nem szükségesek. Az egyik meténgfajon *(Vinca rosea)* magas hőmérsékleten (46–47 C°-on) baktériummentes tumorok keletkeztek, amelyek korlátlanul továbbfejlődtek, és az egészséges növényre átvihetők voltak.

A növényi sejtek tumorrá alakulásának feltétele, hogy állandóan osztódásra serkentsék őket. Valószínű, hogy a baktériumok ún. „tumorindukáló anyagot" oltanak a sejtekbe, aminek következtében azok tumorsejtekké alakulnak. Ezek a sejtek magas koncentrációjú növekedési anyag-tartalmuk következtében folyamatos sejtosztódásra képesek. Miután az indukált sejtek baktériummentesség esetében is állandóan tumorsejteket hoznak létre, fel kell tételeznünk, hogy a tumor-indikáló anyag minden sejtosztódásnál szaporodik, tehát a tumorsejtek áthangolódása bizonyos tekintetben „örökletes".



338. ábra. A Begonia rex levelének új növénnyé való regenerálódása a bemetszett helyeken (A); a regeneráció kezdete az epidermisz-sejt osztódása következtében (B) *(Stoppel* és *Hansen* nyomán)

339. ábra. Az *Agrobacterium tumefaciens*-szel fertőzött paradicsomnövényeken nemcsak a fertőzés helyén keletkeznek rákos daganatok, hanem attól távolabb is, az ún. áttevődések (metasztázia) révén (Eredeti – *Szalai*)

Ennek az anyagnak a kémiai természetét még nem ismerjük, mert eddig nem sikerült izolálni. Feltételezik hogy DNS-ről van szó, ami azt jelentené, hogy a növényi sejtek tumorképződése a baktériumok transzformációjával azonosítható.

A DETERMINÁCIÓ

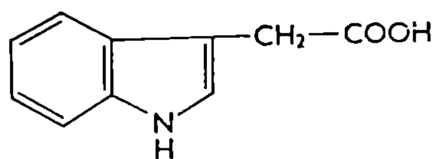
A differenciálódás tulajdonképpen a genetikai potenciák realizálódása, amely csak az információs-RNS részvételével valósulhat meg. A fő probléma az, miképpen tud „dönteni" a sejt abban, hogy a sokféle potencia közül melyik valósuljon meg, azaz a sok információs-RNS közül mikor és melyiket kell létrehozni. Ebben a kérdésben a felelettel egyelőre adósok maradunk. Bár néhány hormon a differenciálódási folyamatokra befolyással van, pl. némely szerv képződésére, azonban ez nem specifikus hatás, amennyiben csak serkentője, de nem kiváltója a differenciálódási folyamatnak. Nehezen képzelhető el ugyanis, hogy a differenciálódási folyamatok sokféleségét néhány fitohormon kormányozza.

A FITOHORMONOK

A fejlődés jelenségeinek tanulmányozása során már eddig is számos példát láttunk arra, hogy az egyes szervek fejlődésének egybehangolásában bizonyos hormonszerű anyagok is szerepet játszanak. Feltételezzük, hogy – az emberi és állati testhez hasonlóan – *a növényekben is egy kiegyensúlyozott hormonrendszer működik*, amelynek tagjai részben ellentétesen (antagonisztikusan), részben támogatva (szinergista módon) befolyásolják egymást. A kérdés azonban az, hogy ezek bizonyos fejlődési folyamatokat megindítanak-e, vagy csak annak serkentői, illetve gátlói. Az nem kétséges, hogy valamely folyamatban nem a hormon abszolút koncentrációja, hanem az egyes hormonok mennyiségi viszonyai a döntők. A hormonok egy részét már elég jól ismerjük, szerkezetük és hatásmechanizmusuk is többé-kevésbé tisztázódott, bár egyeseké még felderítésre vár. Közülük röviden az *auxin*okat, a *gibberellin*eket és a *citokinin*eket ismertetjük.

AUXINOK

Auxin összefoglaló néven soroljuk fel azokat a természetes és szintetikus anyagokat, amelyek a koncentrációtól függően a növényi sejtek osztódását, illetve azok megnyúlását serkentik vagy gátolják. A természetes auxinok indolvegyületek, amelyeknek a hosszanti növekedés mellett a sejtek osztódásában, a gyökérkezdemények iniciálásában, a rügy- és gubacsképzésben is szerepük van. Mindezekben a folyamatokban azonban más nagy hatású anyagokkal (gibberellinekkel, citokininekkel stb.) korrelációban működnek. A növényekben legáltalánosabban előforduló és legjobban tanulmányozott természetes indolauxin az *indolil-3-ecetsav* vagy más néven *β-indolilecetsav* (IES), amely a triptofán nevű aminosavból származik. Szerkezeti képlete:



β-indolilecetsav

Számos parazita mikroorganizmus a gazdanövényen szövetburjánzást és sejtmegnyúlást okoz. Ilyen esetben nagy mennyiségű IES van a megtámadott növényekben. A hüvelyes növények gyökereinek gumóképződését – *Rhizobium*-fertőzés után – szintén az IES okozza. A *Synchitrium endobioticum* gomba a burgonyán indol-auxinok felhalmozódásának eredményeképpen váltja ki a tumorok képződését. A tumorszövet több auxint tartalmaz, mint a normális szövet. A *Verticillium* által fertőzött paradicsomnövényekben kb. kétszer annyi az aktív IES-tartalom, mint az egészséges növényekben.

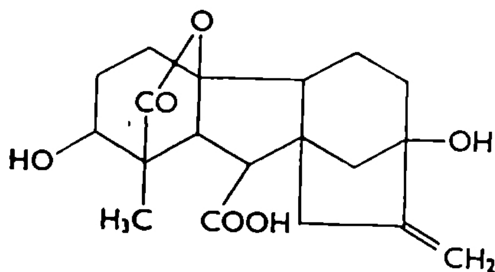
Minden törekvés és kiterjedt kutatás ellenére sem sikerült még az auxin-hatás elsődleges mechanizmusát megállapítani. Jelenlegi ismereteink szerint az auxinok a sejtfal plaszticitásának növelésén, a vízfelvétel fokozásán, a permeabilitás megváltoztatásán, a protoplazma viszkozitásának csökkentésén, a plazmaáramlás fokozásán, a légzés intenzitásának befolyásolásán és a nukleinsav-anyagcserén keresztül hatnak az életfolyamatokra. Ma még az is kérdéses, hogy a sejtnek melyik része az, amellyel az auxinnak együtt kell működnie, hogy hatást fejtsen ki. Ez idő szerint a sejtfalat tekintjük az auxin-hatás elsőrendű helyének, de a citoplazmára és a sejtorganellumokra is gyakorol mérhető hatást. Jelzett auxin bevitelével próbáltak feleletet kapni arra, hogy az auxin melyik sejtorganellumhoz kötődik. A levonható következtetés ebből a kísérletből mindössze annyi volt, hogy az auxin nem kötődik a sejt valamely alkotórészéhez, s hatásának színhelye minden bizonnyal a citoplazmának nem szerkezeti fázisában van.

GIBBERELLINEK

A növényi hormonok csoportja az 1950-es években újabb hormoncsoporttal gazdagodott, nevezetesen a *gibberellinek*kel. A gibberellinek is szerves vegyületek, amelyek valószínűleg az egyszerűbb és magasabb szervezettségű növényekben egyaránt előfordulnak.

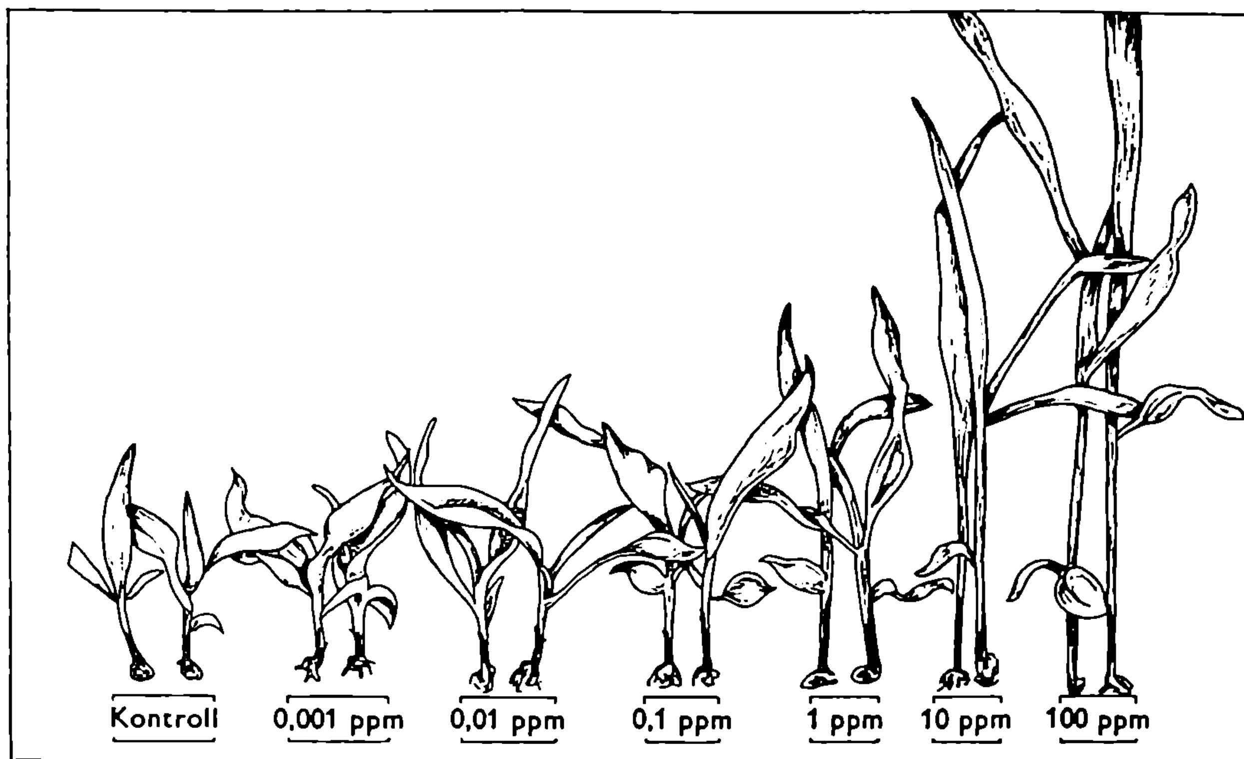
A gibberellint *Konishi* japán kutató 1928-ban fedezte fel, aki megfigyelte, hogy a rizs ültetvényekben számos rizsnövény a normálisnál vékonyabb szalmájú és jelentősen magasabb. A jelenséget a *Gibberella fujikuroi (= Fusarium moniliforme)* nevű gomba által termelt anyag idézi elő. Ezt a nagyhatású anyagot hamarosan sikerült izolálni, és a gomba után gibberellinnek nevezték el.

A gibberellinnel végzett kísérletek alapján kiderült, hogy nemcsak a hosszanti növekedést serkentő új anyagról, hanem egy igen nagy jelentőségű hormonról van szó, amely alkalmas a magvak, a gumók és a gyümölcsfa-rügyek nyugalmi állapotának megszakítására is, továbbá a virágzás siettetésére, a virágzás kiváltására – nem induktív feltételek között –, korábbi és nagyobb gyümölcs (szőlő), valamint partenokarp termések létrehozására (uborka, paradicsom), csírázás ütemének fokozására, különösen alacsony hőmérsékleten. Alkalmazható permetezve, lanolinpaszta formájában felületre kenve, befecskendezve és a tápoldatba keverve.



$G_1(C_{19}H_{24}O_6)$

Jelenleg 13 féle gibberellinnek ismerjük a szerkezeti képletét. Váza a következő:



340. ábra. Különböző koncentrációjú gibberellinsavval kezelt törpekukorica-mutánsok (Eredeti – *Szalai*)

Állandóan szaporodnak azok a megfigyelések, hogy a gibberellinek mellett hozzájuk hasonló tulajdonságú anyagok a virágos növényekben széles körben el vannak terjedve. A gibberellinszerű anyagok jelenlétének kimutatására a virágos növények törpe mutánsai a legalkalmasabbak, pl. a kukorica (340. ábra), a bab, a borsó, de jó teszt-objektum a rizs, a zab, a saláta stb., mert azokon erőteljes növekedést váltanak ki.

CITOKININEK

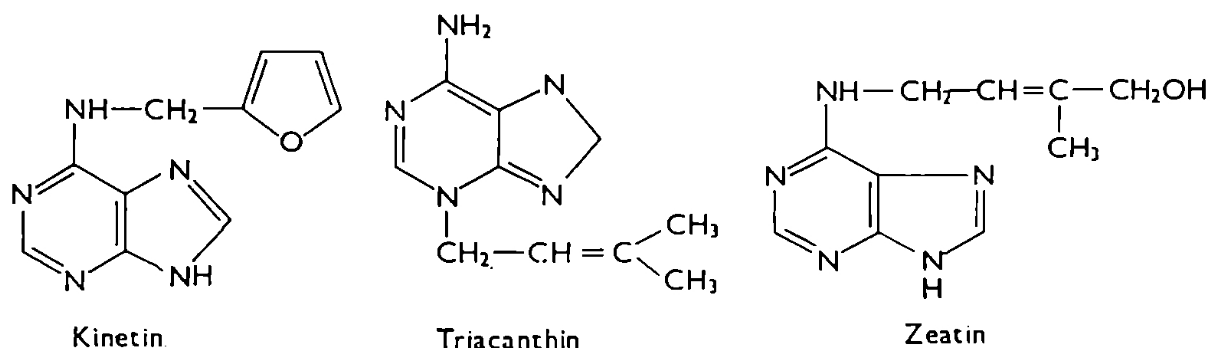
Eddig már több olyan vegyületet izoláltak a legkülönbözőbb növényekből, amelyek a sejtosztódást serkentik, így a kókusz tejnedvéből, a fiatal kukoricacsövön fejlődő szemtermések endospermiumából, a banán terméséből, a répa- és dohánylevélből, a szőlőből, a koronagubacsból, a *Gleditsia triacanthos* fiatal leveleiből és számos más növényből. Ezeket az anyagokat összefoglaló néven *citokinin*eknek nevezzük.

Az első felfedezés 1955-ben született, amikor a dohány bélszövetében – amelyet szintetikus táptalajon tenyésztettek – egy olyan anyagot fedeztek fel, amely igen kis koncentrációban erősen stimulálta – serkentette – a sejtosztódást. Ez a vegyület a nukleinsavak bomlási terméke.

Mivel a vegyület a sejtekben kariokinézist (magosztódást) indukál, *kinetin*nek nevezték el. Szerkezetileg 6-furfuril-aminopurinnak bizonyult (l. 504. old.).

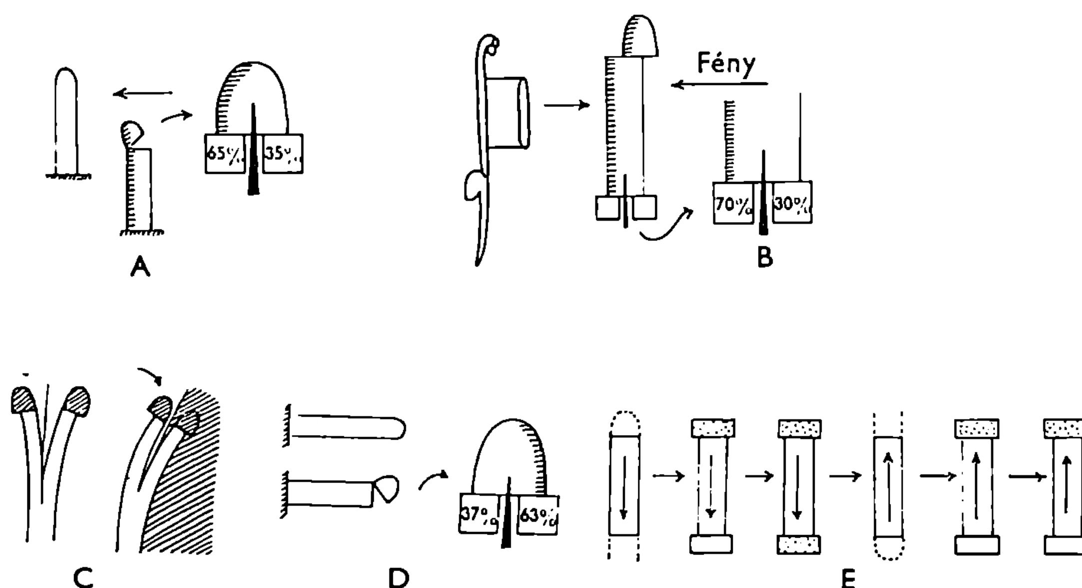
A kukoricaszemből izolált és kristályos formában is ismert *zeatin* a kinetinnél hatékonyabb, sejtosztódást stimuláló anyag. Sárgarépa szövettenyészetében még 0,1 μg/l koncentrációban is hatásos volt. Szerkezeti képlete az 504. oldalon látható.

A *Gleditsiá*ból izolált *triacanthin* előnyös tulajdonsága, hogy aktivitását az autoklávozás (gőznyomásos sterilizálás) során belső molekuláris átrendeződés következtében kapja, így sterilizálása az auxinokkal és gibberellinekkel szemben nem jelent problémát. Szerkezeti képlete alább látható.



A fitohormonok egy-egy növényen belül nem minden szövetben azonos koncentrációban vannak jelen, ezért logikus annak feltételezése, hogy csak meghatározott szervekben képződnek, illetőleg aktiválódnak, és onnan a hatás helyére szállítódnak. A fiatal növényekben a sziklevél tekinthető a bioszintézis, illetőleg az aktiválódás székhelyének, idősebb korban pedig a lomblevelek. A transzport részben sejtről sejtre, nagyobb szakaszokon valószínűleg a rostacsöveken keresztül valósul meg. A transzport irányát több tényező befolyásolja, amelynek illusztrálására az auxinok szállítását mutatjuk be, különböző fiatal szervekben.

Fényhatás. Ha az oldalról megvilágított, majd levágott koleoptil-csúcsot két ágárlemezkére helyezzük (341. ábra, *A*) és az ágárlemezek auxin-tartalmát meghatározzuk, akkor az árnyékos oldali lemezben nagyobb mennyiségű hormont találunk, mint a fény felőli oldalon. Ha a koleoptil-csúcsot féloldalasan helyezzük el a borsószár hipokotilján, – megvilágí-



341. ábra. Az auxinszállítás módosulása a fény és a nehézségi erő hatására a zabkoleoptilban

tás hatására a hormon a koleoptil árnyékos oldalára vándorol át, ezért a két ágárkockában nem egyenletesen oszlik el (341. ábra, *B*). Mindkét kísérleti eredmény azt igazolja, hogy a hormon a csúcsból a gyökér felé és egyben a fény nem érte oldalon vándorol. Amikor a csúcsot egyik oldalon megvilágítjuk – a koncentráció az árnyékos oldalon növekedik. Ezt a tényt egy további kísérlettel igazolhatjuk.

Húzzuk ki a lomblevelet egy lefejezett zabkoleoptilból és a csúcs alatti (szubapikális) részt hosszában hasítsuk ketté, majd helyezzünk közéje vékony sztaniolfóliát. Mind a két félre ragasszunk zselatinnal egy-egy koleoptil-csúcsot úgy, hogy a csúcsokon csupán az egyik fele érintse a koleoptil-feleket (341. ábra, *C*). Ez a szimmetrikus képződmény mindaddig egyenesen nő, amíg sötétben van, amennyiben mindkét oldalán azonos mennyiségű auxin vándorol lefelé. Ha az egyik csúcsot, pl. a bal oldalit megvilágítjuk, megváltozik az auxin-átadása, viszont a jobb oldali csúcsban – amely sötétben van – nem. Ha az egyoldalú megvilágítás következtében a koleoptil-csúcs árnyékos oldalán növekedik növekedési anyag koncentrációja, akkor a bal oldalon több növekedési anyagnak kell levándorolnia, mint ha az sötétben volna. Vagyis a koleoptilnak negatív fototropikus görbülést kell mutatnia. A kísérleti eredmények a várakozásnak megfelelnek, vagyis a koleoptil a fénytől elfordul.

Az eddigi kísérletek arra mutatnak, hogy a sejtek, illetve a szervek egyoldalú megvilágítása auxin-grádienseket eredményez, amelyek következtében az egyik oldalon a növekedés serkentése, a másikon a növekedés gátlása következik be.

A nehézségi erő hatása. Ha kísérletünket egy kis változtatással úgy végezzük el, hogy a koleoptilt lemetszés előtt bizonyos ideig vízszintesen elfektetjük, akkor az ágárlemezkék hormontartalma ismét különböző, éspedig abban nagyobb, amelyik az alsó oldalon elhelyezkedett koleoptil résszel érintkezett (341. ábra, *D*). Vagyis a hormon migrációjára – vándorlására – és felhalmozódására a nehézségi erő is befolyással van.

A polaritás szerepe. A koleoptil-csúcsban aktiválódott auxin a bázis felé áramlik, vagyis a szállítás poláris. Ez a tény egyszerű kísérlettel jól szemléltethető (341 ábra, *E*). Az ábra szerint a koleoptilból kivágott részt természetes és fordított helyzetében helyezzük el két ágárlemezke között – amelyek közül a felső auxin-tartalmú –, majd az alsó kockák auxintartalmát határozzuk meg. A kísérlet szerint csak az első esetben van vezetés, a második esetben a felső kocka auxintartalma változatlan marad.

Nem szabad azonban a zab koleoptiljának a példáját általánosítva azt gondolni, hogy az auxinok a növényekben csak sejtről sejtre haladva, polárosan szállítódnak. Radioaktív izotópokkal végzett kísérletekkel kimutatták, hogy a tápoldatból, vagy a talajból felvett IES a transzspirációs árammal a faelemekben is szállítódik; a levelekre permetezett auxin pedig a floémben haladva igen rövid idő alatt a növény minden részében eloszlik, pl. a vegyszeres gyomirtás esetén.

A KÜLSŐ TÉNYEZŐK SZEREPE A FEJLŐDÉSBEN

A növények fejlődését a belső tényezők mellett (l. 493. oldal) a külvilág faktorai is befolyásolják, ezért természetes, hogy a növények növekedése és fejlődése szorosan összefügg a vízzel, a megfelelő tápanyag-ionokkal, a széndioxiddal, a hővel és a fénnyel stb. való kielégítő ellátottsággal. A felsorolt tényezőknek csak kisebb része befolyásolja a növények fejlődését olyan speciális módon, amelynek következtében azonos öröklött tulajdonsággal,

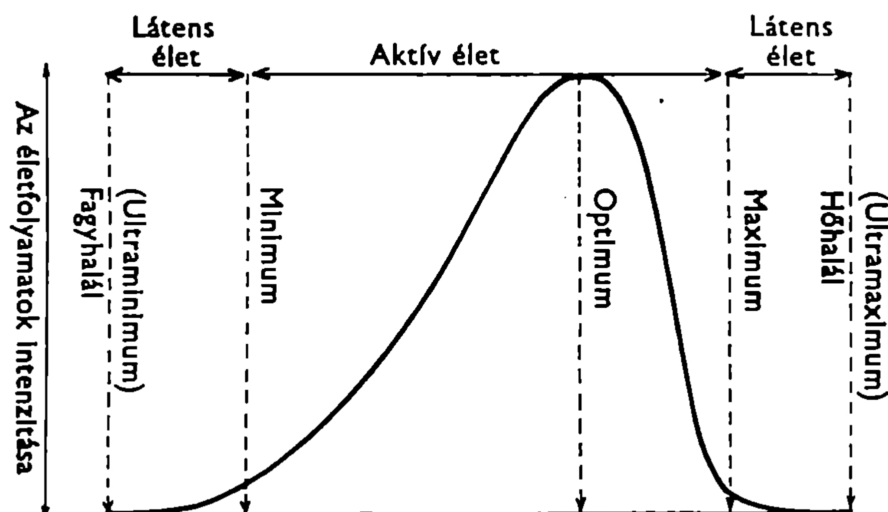
de különböző környezeti feltételek mellett növekedve az alaphabitus megtartása mellett is jelentős különbségek jönnek létre. Ha pl. a *Taraxacum* rizómáját hosszában megfelezzük, és annak egyik felét alföldön, a másik felét magas hegységben ültetjük el, a belőlük kifejlődött pitypang növények méret tekintetében különböznek egymástól *(modifikáció)*. A számos külső tényező sorából csak a hőmérséklet és a fény szerepét ismertetjük röviden.

HŐMÉRSÉKLETI HATÁSOK

Több mint 100 éve ismeretes, hogy a hőmérsékletnek a növekedésre gyakorolt hatása *optimumgörbével* fejezhető ki. Ez azt jelenti, hogy a növekedés megindulásához meghatározott, de esetről esetre különböző minimális hőmérséklet szükséges, amelyen túl – aránylag széles hőmérsékleti határok között – a növekedés gyorsulása figyelhető meg. Az optimum átlépése után a gátló hatások érvényesülnek, amelyek végül is a növekedés megszűnéséhez vezetnek. Az optimumgörbén (342. ábra) a növekedés hőmérsékletének *minimum*, *optimum* és *maximum* pontjait különböztetjük meg.

A minimum és a maximum az a hőmérséklet, amelyen a növekedés megáll, de a növény még nem pusztul el. Az életminimum *(ultraminimum)* általában valamivel alacsonyabb, mint a növekedés minimuma, az életmaximum *(ultramaximum)* pedig valamivel magasabb a növekedés maximumánál. A minimális és ultraminimális, valamint a maximális és ultramaximális pontok közötti szakaszon nincs növekedés, de a többi életfolyamat folytatódik.

A különböző fiziológiai és biokémiai folyamatok intenzitása a hőmérséklet emelkedésével nem egyenes arányban emelkedik. Bizonyos hőmérsékleti érték felett a funkciók közötti összhang megbomlik és a növekedés csökken. A különböző hőmérsékleten nevelt növények összetételükben, külső és belső szerkezetükben eltérők lehetnek. Az a hőmérséklet, amely rövid ideig tartó kísérletben optimálisnak látszik, hosszabb idő után már kedvezőtlen lehet. Több kísérlet adatainak összehasonlítása alapján az *optimális hőmér-*



342. ábra. A hőmérséklet optimumgörbéje a kardinális pontok feltüntetésével

sékletet úgy definiáljuk, mint azt a legmagasabb hőmérsékletet, amelyen a növekedés állandó (konstans) marad.

A hőmérsékletnek az említett, de egyáltalán nem specifikus hatása mellett *formatív hatása* is van, amit *termomorfózis*nak nevezünk. Például az alacsony hőmérséklet gátolja a szártagok (internódiumok) megnyúlását. A sárgarépa alacsony hőmérsékleten hosszú és kúpos formájú gyökeret fejleszt, míg magas hőmérsékleten rövid, vastag répa képződik. A burgonya magas éjjeli hőmérsékleten nem hoz gumókat.

A hőmérséklet szerepet játszik a *virág színének kialakításá*ban is. A gémorr *(Erodium gruinum)* sziromleveleinek színe 20 C°-ig kék, magasabb hőmérsékleten rózsaszín és még magasabb hőmérsékleten fehér. Lehűléskor az eredeti szín helyreáll. A virágszíneződés komplikáltabb módon is függhet a hőmérséklettől. Némely növény rügyfejlődésének korai szakaszában van egy rövid periódus, amikor a későbbi színváltozást feltételei megvalósulnak. Ekkor a rügyek nemcsak a fényre, hanem a hőmérsékletre is igen érzékenyek.

Ha egy bizonyos fajta *Petuniát*, ebben az érzékeny periódusban alacsony hőmérséklet hatásának teszünk ki – a viráglevelek színtelenek lesznek, míg a magas hőmérséklet kék színű virágok képződését váltja ki. A *Mimulus tigrinus grandiflorus* sziromleveleinek sárga alapszínét szabálytalan barna foltok tarkítják. A barna foltok terjedelme csökken, ha az érzékeny periódusban magas hőmérséklet hat a növényre.

A dália *(Dahlia variabilis)* egyes klónjai normális hőmérsékleten sárga virágokat nyitnak, míg magas hőmérsékleten vöröset. Az érzékeny fázis ezeken a növényeken akkor jelentkezik, amikor a rügyek 0,5–1,5 cm hosszúak.

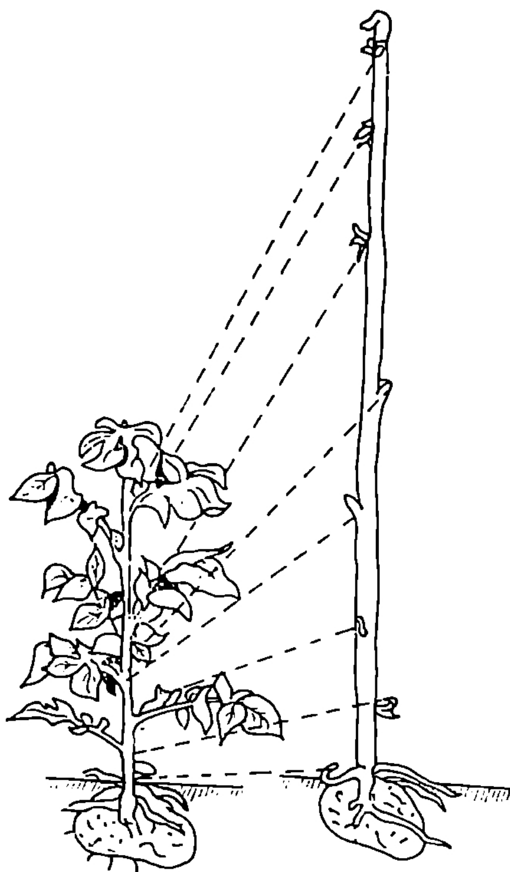
A változó hőmérséklet gyakran egészen más hatást vált ki, mint az állandó magas vagy alacsony hőmérséklet. Az ilyen jellegű megfigyelések vezettek a *termoperiodicitás* néven ismert jelenség felismerésére.

Ha valamely növény optimális tenyészkörülményeit vizsgáljuk, pl. a paradicsomét, majdnem mindig azt tapasztaljuk, hogy az éjszakai hőmérsékletet jóval a nappali hőmérséklet alatt kell tartani. E viselkedés okát azzal magyarázzuk, hogy a nappal végbemenő fényfolyamatoknak, amilyen pl. a fotoszintézis, nagyobb az optimális hőmérsékleti igényük, mint az éjjel végbemenő folyamatoké, amilyen a cukor transzlokációja. Minden egyes életfolyamatnak megvan a maga hőmérsékleti igénye.

Egyes fejlődési fázisok csak meghatározott hőmérséklet esetén alakulnak ki. Például a téli gabonafélék és számos más növény a vegetatív állapotból csak akkor tud áttérni a reproduktív fejlődési szakaszba, ha megfelelő alacsony hőmérsékletnek volt alávetve. Ezt a jelenséget *vernalizáció* néven a későbbiekben fogjuk tárgyalni (l. 517. old.).

FÉNYHATÁSOK

A fény a növekedésre az anyagcsere számos területén hat, ezért az összefüggések igen sokrétűek és bonyolultak. Legszembetűnőbb hatása az ún. *fotomorfózis*okban nyilvánul meg. Mivel a növények természetes környezetükben csaknem állandóan fényben élnek, a morfogenetikus hatás nehezen ismerhető fel. A különbségek ellenben szembetűnők, ha a fényen és sötétben nőtt példányokat összehasonlítjuk. Ennek legismertebb példája a csírázó burgonyagumó, amelyből fény jelenlétében normális, zöld színű, leveles hajtások fejlődnek, míg a sötétben színtelen, megnyúlt internódiumú hajtások és azokon pikkelyszerű levelecskék képződnek (343. ábra). Az ilyen növényeket *etioláltak*nak, a jelenséget pedig *etioláltságnak*, nyurgaságnak nevezzük. Az etiolált növények főleg hosszúságban növekednek, vastagságbeli és felületi növekedésük jelentéktelen.

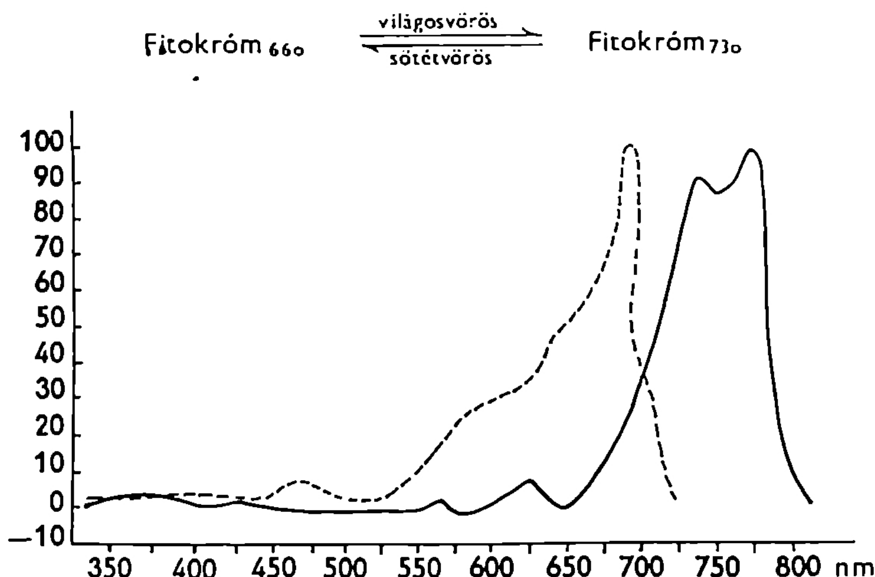


343. ábra. A burgonya hajtásának növekedése fényben és sötétben; a normális és az etiolált példány megfelelő szártagjait szaggatott vonal köti össze (*Pfeffer* nyomán)

A fénynek a fejlődésre gyakorolt egyéb hatásai is ismeretesek. Láttuk, hogy a polaritást indukálja (l. 494. old.); gátolja vagy serkenti bizonyos magvak csírázását (a fényben és sötétben csírázó magvak esetében); szerepe van az anthocián-képzésében; befolyásolja a sejtosztódást, a gombák sporangiumának, illetőleg termőtestének kialakulását stb.

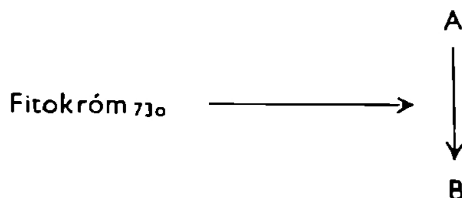
A fotomorfózisok létrehozásában csak azok a fénysugarak hatásosak, amelyeket a sejt abszorbeál. Korábban arra gondoltunk, hogy csak a látható fény rövidhullámú (kék) sugarai hatásosak. Az újabb megfigyelések szerint azonban a vörös sugarak is rendkívül jelentősek. A legjobban a reverzibilis vörös-infravörös sugarak és a fitokróm-rendszer hatását tanulmányozták, amelyek számos fotomorfogenetikai folyamatban szerepelnek. A fitokróm – oldható citoplazmatikus fehérje, amely két, egymásba átalakuló formában fordul elő. Az egyiknek a fényabszorpciós maximuma a vörösben 660 mμ, a másiké az infravörösben 730 mμ (344. ábra). A vörös sugarak abszorbeálása következtében a fiziológiailag inaktív P_{660} a P_{730}-as aktív formába megy át. Infravörös besugárzásra a P_{730} ismét az inaktív P_{660}-ba alakul át, amelyet megismételt vörös sugárzással újból P_{730}-ba tudunk átvinni.

Fitokróm$_{660}$ $\underset{\text{sötétvörös}}{\overset{\text{világosvörös}}{\rightleftharpoons}}$ Fitokróm$_{730}$



344. ábra. A fitokróm-P_{660} és P_{730} fotomorfogenetikus hatásspektruma; az ordinátán a relatív kvantumhatékonyság van feltüntetve (*Withrow* nyomán)

A fitokróm-rendszer aktiválásához, illetőleg inaktiválásához szükséges energiamennyiség csekély. Mivel a P_{730}-hoz vezető reakció kvantumhasznosítása nagyobb, mint a fordított irányú reakcióé, ezért természetes fényviszonyok között – amely megközelítőleg azonos mennyiségű vörös és infravörös sugarat tartalmaz – túlnyomólag a fitokróm aktiv formája (a P_{730}) fordul elő. Ezáltal egy adott fejlődési folyamat számára – a gátló fiziológiai blokk eltávolítása következtében – az út szabaddá válik, amit általánosan az alábbi sémában jelölünk:



A reakció megvalósulása azonban a megfelelő genetikai információt is igényli. Ez a példa is azt mutatja, hogy a külső és belső tényezők összehangoltsága mennyire fontos a fejlődés szempontjából.

Végül rá kell mutatni arra, hogy némely sugárterület, különösen az energiagazdag rövidhullámú sugarak – amelyeknek mutagén hatásuk van – a növényi sejtekre károsak lehetnek. Az ultraibolya- (UV) sugarak hatásmaximuma a 260–270 mμ körül van, amelyet főleg a nukleinsavak abszorbeálnak, és ezáltal valószínűleg inaktiválnak. Természetesen a protoplazmának más alkotórészei is részt vehetnek ebben az abszorpcióban. Az lyen sugárzások megfelelő magas dózisban a sejt halálához vezetnek. Ezen az elven alapul z UV-sugarak felhasználása a bakteriológiai sterilizálásra.

A FEJLŐDÉS RITMIKUS (CIKLUSOS) JELLEGE

A növények egyedi fejlődésük – vagyis életük – során különböző fázisokon haladnak keresztül, amelyek a csírasejt állapottól az embrionális, a fiatal-, a kifejlett kor, végül az öregedés állapotán át az egyed elpusztulásához vezetnek. Az egynyári növények életében a fejlődésnek csak egy ciklusa van, míg az évelő és sokéves növények esetében a vegetatív és reproduktív fejlődési szakasz többször ismétlődik, amelyben minden ciklus új csírasejt képzésével kezdődik, és termésérleléssel végződik. A ciklusok közé hosszabb vagy rövidebb nyugalmi szakaszok iktatódnak, tehát *a fejlődési ciklusok ritmusos jellegéről beszélhetünk.* E ciklusok nem azonosak az egyedfejlődés szakaszaival.

A fejlődési ritmusok *endogén természetűek, de külső tényezők kormányozzák.* A legismertebb és legszembetűnőbb formája a fejlődési ritmusnak a mérsékelt égöv lombhullató növényeinek életében a tavaszi lombfakadás és az őszi lombhullatás, amelyhez a virágzás periódusos jellege is csatlakozik. Az első pillanatra azt hihetnők, hogy ezt a periódusos fejlődést teljesen az évszakok periodicitása, tehát külső feltételek váltják ki. Ám egyszerű ténnyel igazolható, hogy ez az elképzelés nem helyes. Ugyanis lombhullató fáink a trópusokra átültetve is megtartják fejlődési ritmusukat, holott azt a klimatikus tényezők már nem indokolják. A különbség csak annyi, hogy a periódusok hossza némileg megváltozik. Ez azt jelenti, hogy a fejlődés periódusos jellegének belső tényezői vannak, de a mérsékelt égövben uralkodó évszakos változás a növények eme belső ritmusát úgy kormányozza, hogy az aktivitás a nyári, a nyugalmi periódus pedig a téli hónapokra esik.

A kérdés ezek után az, hogy a növények mi módon érzékelik az évszakokat. Sokáig azt hittük, hogy az évszakos ingadozást a klimatikus tényezők – pl. a hőmérséklet vagy a vízzel való ellátottság – szabják meg. Az utóbbi évtizedekben végzett megfigyelések azonban arra mutatnak, hogy ezek a szárazföldi növényekre ható klimatikus tényezők igen rövid időn belül (néha naponként vagy óránként) változnak, így azok nem lehetnek kiváltói a fejlődés ritmusának. Az egyetlen – a klimatikus ingadozásoktól független – külső tényező az évszakokkal változó nappal hosszúsága. Valójában a növények ezt a nappalhosszúságot szinte percnyi pontossággal tudják érzékelni („mérni"), úgyhogy fejlődésük ritmusát ez a *„fiziológiai óra"* kormányozza (lásd a Fotoperiodizmus cím alatt 513. old.). Mivel egy év alatt a leghosszabb és legrövidebb nappalok kivételével minden nappalhosszúság kétszer fordul elő, így az élő szervezetnek valamilyen módon a növekedő és csökkenő nappalok között különbséget kell tenni. Tehát a fotoperiódusos kormányzáshoz még egy másik kontrollmechanizmusnak kell kapcsolódnia. Ez a másik kontroll-tényező a legtöbb esetben a hőmérséklet (lásd a Vernalizáció fejezetét 517. old.).

A fotoperiódus és vernalizáció számos fiziológiai folyamatra hatással van, így pl. a gumók, hagymák, indák képzésére, a virágzás megindítására stb. Mi a továbbiakban csak a virágzásra gyakorolt hatásával ismerkedünk meg az alábbi alfejezet keretében.

A VIRÁGZÁS FIZIOLÓGIÁJA

A virágzás kezdete azt a differenciálódási folyamatot jelzi, amely a vegetatív növekedésből a reproduktív növekedésbe való áttérést jelenti. Ez a differenciálódási folyamat alapvető változást hoz a merisztéma-szövetek és az osztódó sejtek jellegében egyaránt. Mivel minden sejttani differenciálódás is a kromoszómákban van biológiailag programozva, így a virágkezdemények megjelenésének döntő tényezője is genotípusos – öröklött – jellegű információ. Számos növény esetében azonban a genotípus mellett külső környezeti változásokból származó átvihető stimulus is részt vesz ebben a szabályozó mechanizmusban, amely a virágzás helyétől távol levő növényrészekre hat.

A VIRÁGKÉPZÉS SZABÁLYOZÁSA

A modern biológiai kutatás egyik legérdekesebb fejezete kétségtelenül a virágzás szabályozásának a problémáival, valamint azzal a kérdéssel foglalkozik, hogy a különböző növényfajok, illetve típusok esetében a virágzásnak – a reproduktív szakasz kialakulásának – milyen külső és belső feltételei vannak. A tenyészőcsúcsban – a külső és belső tényezők által meghatározott időpontban – valamilyen változásnak kell végbemenni, amelynek eredményeképpen a vegetatív szervek helyett virágok, illetve virágzatok fejlődnek.

Az a felfedezés, hogy a fotoindukció érzékelése a levelekkel valósul meg (l. 514. oldal), viszont a viráglevelek differenciálódása a rügyekben következik be, alapul szolgált a virágzási hormon feltételezéséhez. *Csajlahján* szovjet kutató ajánlatára ezt a feltételezett hormont *florigén*nek nevezték el. A florigén létezését illetően hamarosan bizonyítékot nyertek az átoltási kísérletekkel. Megfigyelték, hogy bizonyos esetben a nem-induktív körülmények között nevelt hosszú- és rövidnappalos növény *(receptor)* virágzásra volt bírható az indukált partner *(donor)* florigénje terhére, még akkor is, ha az adott környezeti feltételek között magára hagyva sohasem virágzott volna. Ilyen átoltásos kísérlet eredményét mutatja a 345. ábra. A legkülönbözőbb átoltási kísérletekből az alábbi feltételezésekre jutunk:

a) Az indukált partnerből specifikus virágzási hormon (florigén) megy át a nem-indukált partnerbe, és azt virágzásra készteti.

b) Ez a virágzást serkentő stimulátor azonban nem fajspecifikus, mert a legkülönbözőbb növényekre nézve hatásos. Választott példánkban a nem-indukált beléndeken az indukált dohánylevél váltotta ki a virágzást (345. ábra).

Az átoltásokon kívül más bizonyítékok is vannak a virágzási hormon létének igazolására, nevezetesen azok a kísérletek, amelyek a virágzás kiváltásához szükséges fotoindukált levelek jelentőségét tanulmányozzák. Amikor az indukált levelet vagy leveleket az indukciós ciklus befejeztével azonnal eltávolították, meg lehetett előzni a virágkezdemények kialakulását. De, ha az eltávolítással vártak 12–24 óráig, vagy egyes növények esetében csak 3–4 óráig, akkor a reagálás olyan volt, mintha az indukált levelek a növényen maradtak volna.

Az átoltási és leveleltávolítási kísérletek jelzik, hogy *az indukció folyamán a levelekben specifikus anyag képződik, amely felhalmozódik, és bizonyos idő múlva mennyisége eléri azt a küszöböt, amely a virágkezdemény kiváltásához szükséges.*



345. ábra. A florigén átvitele a rövidnappalos *Nicotiana tabacum*mal (dohánnyal) a nem indukált hosszúnappalos beléndek *(Hyoscyamus niger)* első éves példányára: a rövidnappalos alany (donor) a hosszúnappalos partnert (receptort) indukálja, és virágzik *(Melchers* nyomán)

A florigén mellett a virágzási folyamat serkentésében figyelembe vették a *gibberellin*eket is, amelyek szintén a növekedést serkentő természetes anyagok. A gibberellinek virágzásra gyakorolt hatását a legkülönbözőbb növényeken megvizsgálták, és teljesen egyértelmű eredményre jutottak (l. 519. old.). A legtöbb kísérlet azt igazolta, hogy a gibberellinek a vegetatív növekedést stimulálják és a virágzásra csak indirekt módon hatnak, rendszerint a virágot képező szár megnyújtásával (szárbaszökés), ami számos növényen a virágzás előfeltétele. A gibberellin nem azonos a florigénnel, de annak szintézisét részben szabályozza.

ENDOGÉN VIRÁGZÁSI INHIBITOROK VAGY GÁTLÓK

Ma még nem világos, hogy a virágzás kezdeményezése milyen mértékben áll a stimuláló és gátló anyagok együttes szabályozása alatt. Az indolecetsav számos rövidnappalos növényben gátolja a virágzást. Amennyiben az indolauxinok fiziológiai töménységben is virágzást gátló hatást fejtenek ki, akkor a virágzási indukció tartama alatt a növekedést szabályozó auxin-szintnek csökkennie kell, különben a virágzás gátlása nem kerülhető el. A kísérletek igazolták ezt a feltevést, mert a virágzási képességgel párhuzamosan az auxin-szint valóban csökkent.

A rövidnappalos földieper virágzását induktív hosszú éjjelek ellenére is meg lehet akadályozni, ha a növény egy indán keresztül összeköttetésben van egy másik, vegetatív állapotú, azaz nem virágzó növénnyel. Ezzel a virágzást gátoljuk, a növekedést pedig serkentjük. Tehát a virágzás kezdeményezése a vegetatív növekedés serkentésével kapcsolatos, kedvezőtlen kompetitív verseny eredménye.

Ezek a megfigyelések előtérbe hozták a *virágzásgátlás hormonális magyarázatát*, amely szerint azok a tényezők, amelyek a vegetatív fejlődést serkentik, egyidejűleg a generatív fejlődést gátolják, vagyis a két szakasz között antagonizmus van. A szédítő vadóc *(Lolium temulentum)* nevű gyomról kimutatták, hogy a hosszúnappalosan kezelt levelekben stimulus, a rövidnappalosan kezelt levelekben inhibitor keletkezik; mindkettő vándorlásra képes anyag, és a csúcsban hat. A virágzás megindulása a kettő egyensúlyán alapul: a virágzást a rövid-, illetve a hosszúnappalos levélfelületek közötti arány, egyensúly szabályozza.

Összegezve az elmondottakat, jelentős bizonyítékaink vannak arra vonatkozólag, hogy a virágzás szabályozásában gátló anyagok is részt vesznek.

AZ ENDOGÉN SZABÁLYOZÓK EREDETE ÉS KONTROLLJA

A következőkben azokat a folyamatokat vizsgáljuk meg, amelyeknek a szabályozó anyagok termelésében és kontrollálásában szerepe van. A nappalhosszúság, illetve a sötét periódus által kontrollált virágkialakulást *fotoperiodizmus*nak nevezzük, amely bizonyos fény-, illetve sötétperiódus-tartamot jelent. Ez induktív jellegű.

Amennyiben a virágzás indukálása az alacsony hőmérsékletnek van alávetve, *vernalizációról* beszélünk. A legtöbb növényre a hőmérséklet vernalizáló hatása induktív, hasonlóan a fotoperiódushoz.

FOTOPERIODIZMUS

A fotoperiodizmus jelenségét *Garner* és *Allard* amerikai kutatók fedezték fel 1920-ban, és a fotoperiodikus reakciónak két típusát állapították meg. A két típus között mélyreható különbség van. Amíg a hosszúnappalos növények a virágzáshoz egyáltalán nem igényelnek sötétséget – hiszen állandó megvilágításban is virágoznak –, addig a rövidnappalos növények számára a sötétperiódus tartama a fontos. A 21. táblázatban a legismertebb hosszú- és rövidnappalos növényeket soroljuk fel.

21. táblázat

Hosszúnappalos növények	Rövidnappalos növények
Zab *(Avena sativa)*	Kender *(Cannabis sativa)*
Takarmányrépa *(Beta vulgaris)*	Krizantémum *(Chrysanthemum indica)*
Sárgarépa *(Daucus carota)*	Dália *(Dahlia variabilis)*
Saláta *(Lactuca sativa)*	Csicsóka *(Helianthus tuberosus)*
Mák *(Papaver somniferum)*	Szója *(Soja hispida)*
Rozs *(Secale cereale)*	Pillangóvirág *(Cosmos bipinnatus)*
Fekete mustár *(Sinapis nigra)*	Dohány *(Nicotiana tabacum)*
Lóbab *(Vicia faba)*	Korallvirág *(Kalanchoë blossfeldiana)*
Beléndek *(Hyoscyamus niger)*	Szerbtövis *(Xanthium pennsylvanicum)*

A hosszúnappalos növényekben a hosszú idejű sötétperiódus megakadályozza a virágzást, míg a rövidnappalosokban ugyanezek a feltételek előmozdítják (346. ábra). A szerbtövis *(Xanthium)* esetében pl. a $8\frac{1}{2}$ órás sötétség még hatástalan a virágkezdemények kialakítása szempontjából, míg a $9\frac{1}{2}$ órás sötétség már olyan hatású, mint az állandó sötétség. Azok a megváltozások, amelyek a virágképzés serkentéséhez szükségesek, csak 8 és $\frac{1}{2}$ órán túli sötétségben következnek be.

A FOTOPERIÓDUS ÉS A KÖRNYEZETI HATÁSOK

A fotoperiódusos tulajdonság a rokonsági fokkal nincs kapcsolatban, hiszen egészen közeli fajok különböző fotoperiódusos típusba tartoznak. Ellenben *szoros összefüggés állapítható meg a fajok földrajzi elterjedésével* kapcsolatban, amennyiben az eredeti termőhely fotoperiódusa öröklődővé vált. Ezért a trópusi növények rövidnappalosak, viszont a mérsékelt égöv növényei általában hosszúnappalosak, mert a filogenezis során ilyen körülmények közepette alakultak ki.

Igen sok kísérleti adat igazolja, hogy *az induktív hatásnak nem kell folyamatosnak lenni*, vagyis bizonyos számú hosszúnappal biztosítása után már rövidnappalos viszonyok között is zavartalan a hosszúnappalos növények fejlődése, és megfordítva – vagyis *van fotoperiódusos utóhatás*. Az induktív fényszakasz időtartama tehát azoknak a hosszú, illetve

rövid nappaloknak a számával egyenlő, amelyek már kiváltják a virágok differenciálódását, illetve az antézist. Ennek a fényszakasznak az időtartama azonban növényenként különböző. A köles, csalán és *Perilla* esetében néhány napon át adott rövidnappalos megvilágítás is elegendő a megfelelő fotoperiódusos hatás kiváltására. Viszont a búza, árpa és a dohány fényszakasza igen hosszú, ezért közvetlenül a virágzás előtti nem megfelelő nappalhossz megakadályozza a virágzás bekövetkezését.

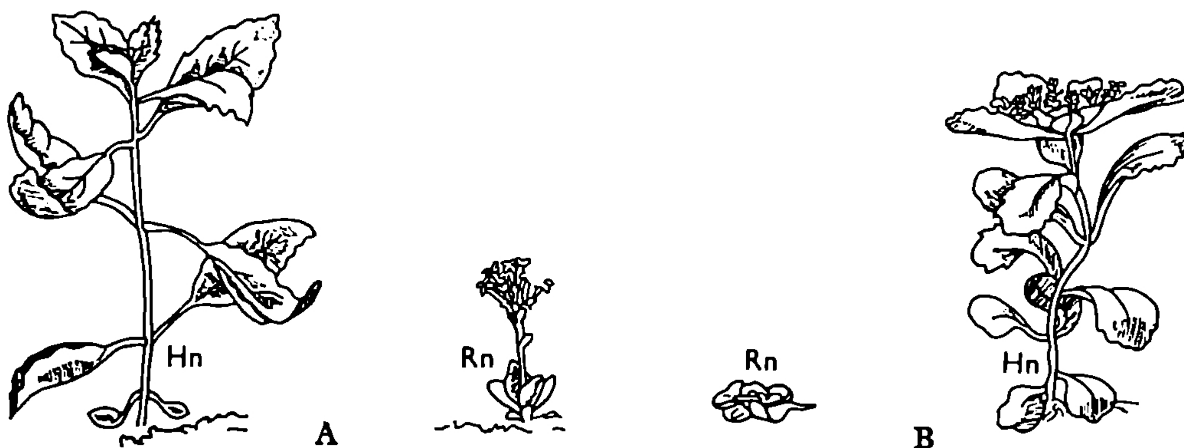
A fotoperiódusos érzékenység és a fotoperiódusos utóhatás a hőmérséklettől is függ. A csomós ebir *(Dactylis glomerata)* rövidnappalos kezelés után is csak akkor virágzik, ha utána alacsony hőmérséklet következik, vagyis a hideghatás szükséges az indukció stabilizálásához. A répa hosszabb ideig tartó alacsony hőmérséklet után rövid nappalon is virágzik, noha hosszúnappalos növény. A szamócára nézve a fotoperiódusos indukció során kapott hőmérséklet a döntő.

Csajlahján és *Moskov* szovjet botanikusok egymástól függetlenül mutatták ki, hogy *a növények zöld levelei azok a szervek, amelyek a fotoperiódusos ingert felfogják,* és a növekedési pontokba vándorló anyag képződését megindítják. A leveleknek ez a fontos szerepe vonatkozik mind a hosszú-, mind a rövidnappalos növényekre.

A virágzás fotoperiodikus indukciója – biokémiai reakciók időbeli egymásutánisága, amely a fotorecepcióval kezdődik, majd a virágzást szabályozó anyagok szintézisére és transzportjára vezet. A fotoperiodikus indukció szoros összefüggésben van a fotoreceptor-rendszerrel és az időt érzékelő folyamatokkal.

A FÉNY- ÉS SÖTÉTPERIÓDUS VISZONYA

A növényekben két különböző élettani állapot váltakozik egymással, amelyek egyikében a fény a virágképzést fokozza, a másikban gátolja. Az első fázist *fotofil-*, a másodikat *szkotofil-fázis*nak nevezzük. Ez a két fázis a rövid- és hosszúnappalos növényekben – az adott fény- és sötétperióduson belül – különböző időpontban érvényesül. Ha a megvilágítás kezdetét mint kiindulási pontot megjelöljük, elmondhatjuk, hogy a rövidnappalos növények a megvilágítás kezdetétől számítva 10–12 órán át fotofilek, később szkotofilek lesznek, függetlenül attól, hogy fényben vagy sötétségben vannak-e (347. ábra). A meg-

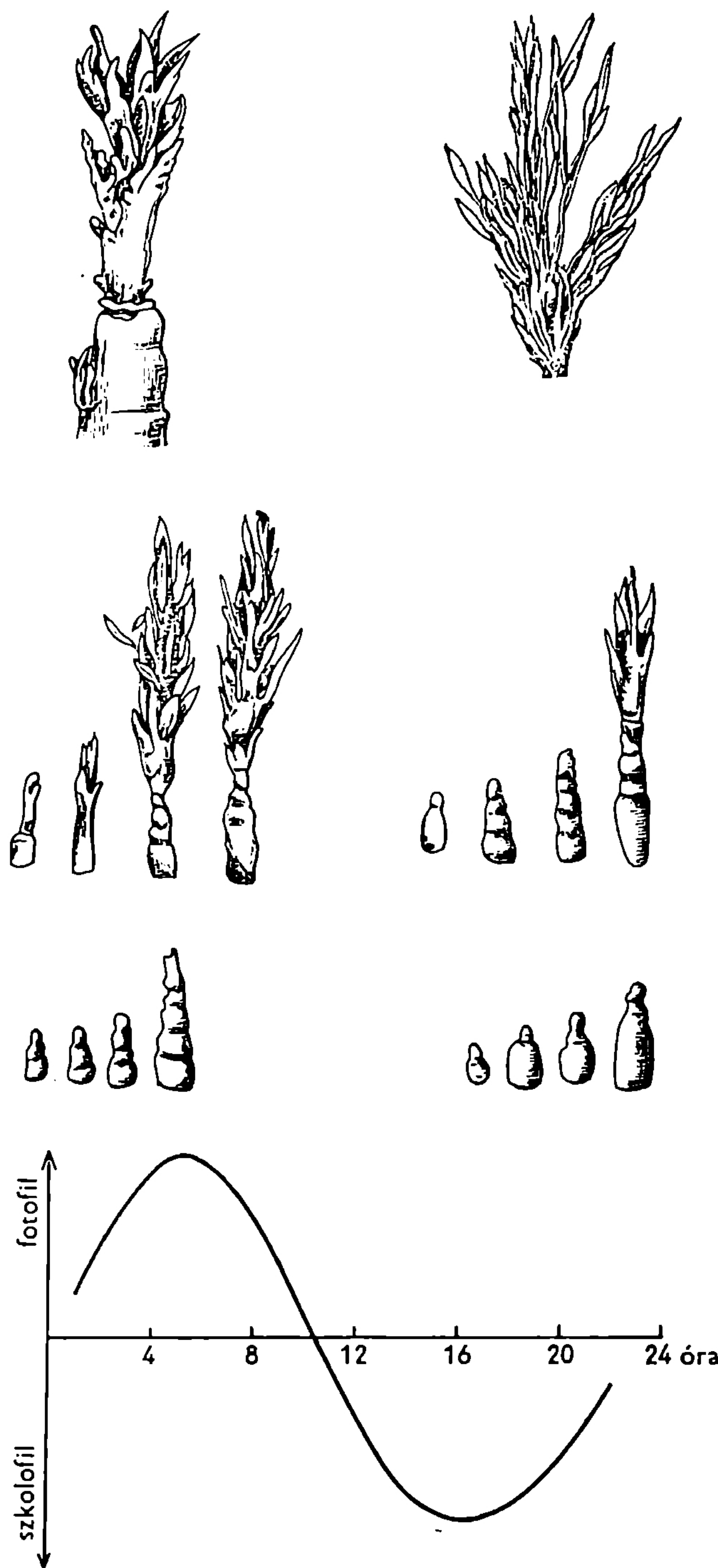


346. ábra. A fotoperiódus hatása a rövidnappalú *Kalanchoë Blossfeldiana* (A) és a hosszúnappalos *Sedum Kamtschaticum* (B) esetében (Hn – hosszú nappal, és Rn – rövid nappal) *(Mayer* nyomán)

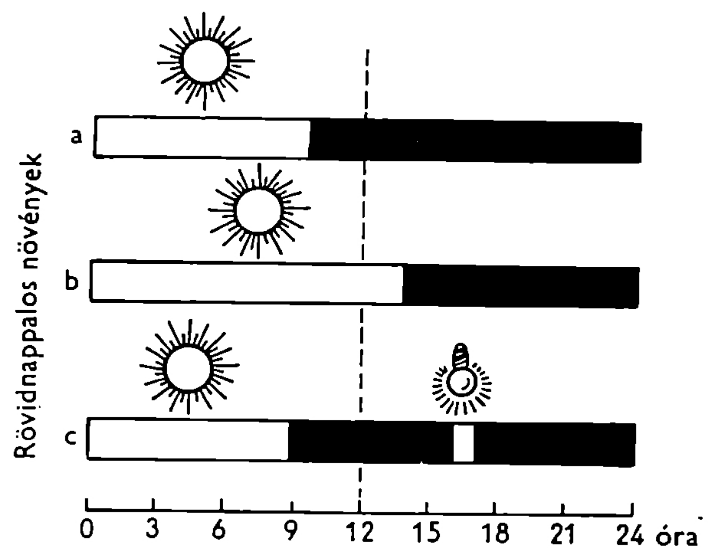
világítás kezdetétől számított 24 óra elteltével ismét fotofilekké válnak. A hosszúnappalos növények ellenben a megvilágítás kezdetét követő első órákban a fénnyel szemben indifferensek (talán szkotofilek is), és csak több – rendszerint 10–12 – óra elteltével lesznek fotofilek, függetlenül attól, hogy a fényinger hat-e még vagy sem (348. ábra).

A *rövidnappalos növények* esetében a fény a megvilágítás kezdetétől fokozza a virágképzést, mert az egybeesik a fotofil-fázissal. A serkentés akkor maximális, ha a fény a fotofilfázis végéig tart. Amennyiben továbbra is megvilágítás éri a növényt, gátlás jelentkezik (348. ábra). Sötétítsük el a növényt átmenetileg a fényperiódusban néhány órára, s a serkentés annál kisebb lesz, minél közelebb van időben ez az átmeneti sötétperiódus a fotofil-fázis maximumához. És megfordítva: világítsuk meg a növényt a szkotofil-fázisban (348. ábra), s a virágképzés gátlás alá kerül, még akkor is, ha többszöri rövid sötétítést végzünk. A gátlás annál nagyobb, mennél közelebb van az időpont a szkotofil-fázis maximumához.

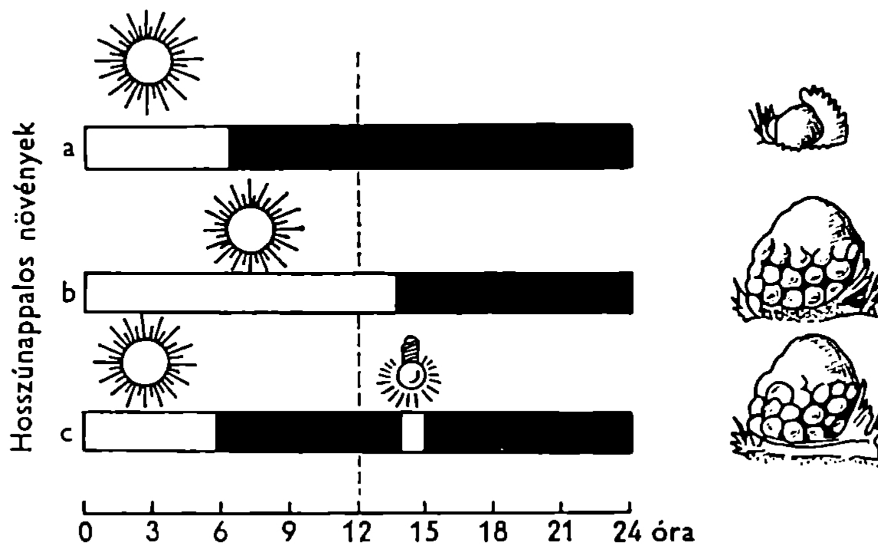
A *hosszúnappalos növényekben* a viszonyok mások. A kezdeti ponttól ható fényinger nem esik egybe a fotofil-fázissal, mert az később lép be. A megvilágítást addig kell adagolni, amíg az a fotofil-fázisba is átlép, különben a virágképződés elmarad. A kritikus naphosszúságon túli fény annál hatásosabb, mennél jobban megközelíti a 24 órát. A virágképződést a hosszúnappalos növényekben a kritikus naphosszúságnál rövidebb megvilágítással is ki lehet váltani, ha később a fotofil-fázisban egy



347. *ábra.* A fotofil és szkotofil fázis periodikusságát jelző görbe



348. ábra. A sötétperiódusban adott zavarófény hatása a virágképzésre a rövidnappalos növények esetében: a – rövidnappalos növény napi 10 órás megvilágításban (virágzik); b – rövidnappalos növény napi 14 órás megvilágításban (nem virágzik); c – rövidnappalos növény napi 9 órás megvilágításban és 1 órás pótfényben, amelyet a sötétperiódus közepén adtunk (nem virágzik). A természetes megvilágítás a Nap jelével, a sötétperiódus fekete színnel, a pótfény villanyégővel van jelölve (Eredeti – *Szalai*)



349. ábra. A sötétperiódusban adott zavarófény hatása a virágképzésre a hosszúnappalos növények esetében: a – hosszúnappalos növény napi 7 órás megvilágításban (nem virágzik); b – hosszúnappalos növény napi 14 órás megvilágításban (virágzik); c – hosszúnappalos növény napi 6 órás megvilágításban és 1 órás pótfényben, amelyet a sötétperiódus közepén adtunk (virágzik) (Eredeti – *Szalai*)

második megvilágítást adunk (349. ábra). A második megvilágítás kedvező hatása annál erősebb, minél közelebb van az inger a fotofil-fázis maximumához. Például a hosszú napszakú beléndek *(Hyoscyamus niger)* akkor is virágzik, ha 48 órás periódusokban csak 7 órán át világítjuk meg, de ehhez meghatározott időpontban 2 óra pótfényt adunk. Csupán az a követelmény, hogy a pótfényt a sötétfázisnak abban az órájában adjuk, amikor a fotofil-fázis maximumát gyanítjuk.

A VIRÁGZÁS FOTOPERIODIKUS INDUKCIÓJA ÉS AZ ENDOGÉN NAPI RITMUS

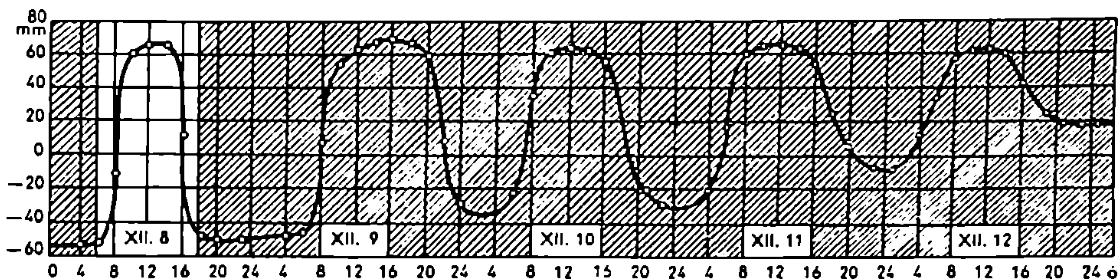
Az idő érzékelésének folyamata a szervezetben megfigyelhető ritmikus folyamatok időbeli sorrendjéből ered. A biológiai ritmus (biológiai óra) belső – endogén – jellegét számos kísérlettel vizsgálták. Az endogén ritmus együtthatva a környezettel – elsősorban a fénnyel – képes arra, hogy a virágzási regulátorok szintéziséhez vezető biokémiai reakciókat szabályozza. Az endogén ritmus megváltoztatja a biokémiai reakció-sornak a fénnyel szembeni érzékenységét. Az időmérés a növényekben valamilyen ingarendszerrel *(oszcillátorral)* történhet, amely a napi periodikus ingadozások különböző fényérzékeny fázisaival jellemezhető. Aszerint, hogy a zavaró fényt az érzékeny fázis maximumában vagy attól távolabb adjuk – hatása nagyobb vagy kisebb lesz. Habár az érzékeny fázis a fény, illetve sötétség kezdetétől mindenkor meghatározott idő múlva áll be, mégis az oszcillátor a külső faktoroktól csaknem független, tehát endogén jellegű. Erre mutatnak azok a megfigyelések is, hogy állandó fényben, illetőleg sötétségben – ha megváltozott periódushosszal is – a különböző érzékenységű fázisok egymással szabályosan váltakoznak. Igen szépen szemlélteti ezt a tényt a levelek napi periodikus mozgása (350. ábra).

Az oszcillátor kémiai természetéről még semmit sem tudunk. Bár ismeretes, hogy a hatásos fénysugarak abszorpciója a fotoperiódus esetében a fitokróm-rendszerrel történik (l. 509. oldal), ez azonban nem azonos az oszcillátorral.

VERNALIZÁCIÓ

A vernalizáció fogalma azon a régi mezőgazdasági tapasztalaton alapul, amely szerint a mérsékelt égöv országaiban az őszi gabonafélék magvait a tél vége előtt el kell vetni, hogy az elvetéstől számított 12 hónapon belül termést hozzanak. Ezzel szemben a tavaszi gabonák – amelyek általában a tél hidegét nem tudják elviselni – tavaszi elvetésük után hamarosan virágzanak. Megállapították, hogy nemcsak a gabonafélékre, hanem számos más növényre is jellemző ez a hidegigény. Mi a továbbiakban *vernalizáción azt a lehűtést értjük, amellyel a természetes téli hideget helyettesíteni lehet, és a virágkezdemények későbbi képződését ki lehet váltani.*

Amikor a kétéves beléndek *(Hyoscyamus)* levélrózsáján lehűtéssel a virágzást kiváltjuk, valóban vernalizáljuk azt. Amikor azonban az orgona nyugalmi állapotban levő virág-



350. ábra. A *Kalanchoë Blossfeldiana* virágleveleinek mozgása csekély páratartalom mellett, állandó sötétségben: a sötét szakasz vonalkázva van; a görbe emelkedése a virágok felnyílását, süllyedése pedig azok becsukódását jelzi (*Bünsow* nyomán)

rügyeit késztetjük lehűtéssel növekedésre és kifejlődésre, akkor nem vernalizáljuk, csak a nyugalmi állapotot szakítjuk meg. Noha mind a két példában a lehűtés hatása érvényesült, mégis két különböző jelenségről van szó, amelyeket élesen el kell határolnunk egymástól. A vernalizáció fogalmával kapcsolatban azt is hangsúlyozni kell, hogy az mindig utóhatásaiban jelentkezik, és lényegében a virágzást előkészítő folyamat.

A vernalizáció alapvető tényezője, a lehűtés (—6° és +12° között) csak akkor hatékony, ha nedves környezetben, elegendő oxigén és szénhidrát jelenlétében több napig, több hétig vagy hónapig tart. Hogy a lehűtésnek milyen nagy hatása van a növényekre, annak szemléltetésére *Maximov* kísérleteiből a bizánci zab példáját említjük meg.

22. táblázat

Csírázási hőmérséklet	Vegetatív részek (súlyszázalék)	Reproduktív részek (súlyszázalék)
+26,5 C°	61,1	32,9
+18,0 C°	49,9	50,1
+6,5 C°	26,3	73,7
0 C°	16,2	80,8

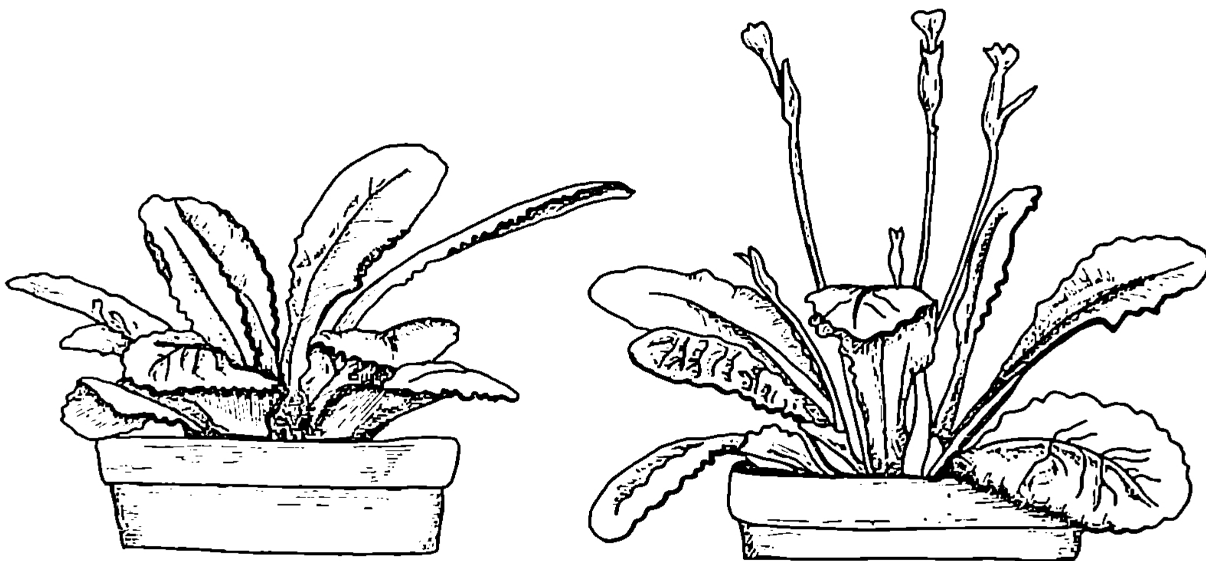
Maximov egy másik kísérletében rámutatott arra, hogy a 0 és 6 C°-on vernalizált tövek már virágoztak, amikor ugyanazon magvetésből a 17 és 28 C°-on csíráztatottak csak bokrosodtak. A vernalizáció hatása abban mutatkozik meg, hogy sietteti a virágzási időszak jelentkezését, és ezzel megrövidíti a növény egész tenyészidejét.

Valójában csak néhány kísérletet ismerünk, amely azt igazolja, hogy a vernalizációt a ráoltás módszerével a donorról a receptorra, egy sejtről sejtre diffundáló anyag útján át lehet vinni. Ilyen mobilis „vernalin" feltételezése – az eddigi kísérletek alapján – csak néhány esetben helytálló. Eddig a „vernalin"-t még nem sikerült kivonni növényekből. Azt azonban tapasztalták, hogy a vernalizált magvak olyan, közelebbről nem ismert anyagokat választanak ki, amelyek a bennük áztatott vernalizálatlan magvakon vernalizációs hatást fejtenek ki. Ezt a jelenséget a borsómagvakon és az őszi gabonákon figyelték meg.

A vernalizáció lényegének megközelítésében nagy jelentőségű volt a gibberellin kezelés hatásának a megismerése. A gibberellin fokozza a kezelt szerv meghosszabbodását, a levélrózsák fellazulását, azonban a vernalizációt igénylő növények közül lehűtés nélkül nem mindegyik virágzik gibberellin-kezelés következtében. A gibberellin pl. a levélrózsás növényekben pótolja a lehűtést, főképp olyan esetben, ha a virág végálló rügyekből fejlődik. Leveles szárú növényekben is pótolta a vernalizációt a gibberellin (351. ábra).

A VIRÁGZÁS HORMONÁLIS SZABÁLYOZÁSA

Azok a kísérletek, amelyekben a rövidnappalos *Perilla* és *Pharbitis* hosszúnappalos körülmények között is virágoztak – ha kinetinnel és adeninnel kezelték –, azt mutatják, hogy ezeknek az anyagoknak specifikus szerepük van. Hasonló szerepük van a virágzásban a gibberellineknek is, amelyek hatása a legkülönbözőbb növények esetében a következő:



351. ábra. A *Primula vulgaris* gibberellinsavval kezelt példánya (jobbra) és a kezeletlen kontroll (baloldalt), (*Lona* nyomán)

a) A hosszúnappalos levélrózsás növények gibberellin kezeléssel rövidnappalos feltételek között is fejlesztenek virágrügyeket (351. ábra).

b) Az áttelelő, két- és többéves fajok gibberellin kezelés után virágzanak, még akkor is, ha az egyébként nélkülözhetetlen lehűtésnek (vernalizációs hőmérsékletnek) nem vetjük alá.

c) A megvizsgált rövidnappalos növények hosszúnappalos feltételek között gibberellin kezeléssel* nem kényszeríthetők virágzásra, s mindvégig vegetatív állapotban maradnak.

Milyen megállapításokat vonhatunk le a fenti megfigyelésekből? Mindenekelőtt azt, hogy a gibberellin a levélrózsás hosszúnappalos növények fotoperiodikus indukcióját és a vernalizációs hatást pótolja, ellenben hatástalan a rövidnappalos növényekre hosszúnappalos feltételek között. Ezek szerint a gibberellin a virágzási hormonok egyike, amely

a) a hosszúnappalos növényekből rövidnappalos feltételek között,

b) az áttelelő és kétéves levélrózsás növényekből magas hőmérsékleten hiányzik.

Mivel az említett növénytípusok rövidnappalos feltételek mellett, illetve a kétévesek vernalizálás nélkül levélrózsás állapotban maradnak, feltételezhetjük, hogy a gibberellin olyan anyag, amely a hajtás képződését és növekedését biztosítja. Azaz: a hosszúnappalos növények hajtásának növekedése a virágképzéssel szoros összefüggésben van, ellenben a rövidnappalos növényekben ilyen korreláció nincs.

Minthogy a hosszúnappalos növények gibberellin kezelés következtében rövidnappalos feltételek között, illetve vernalizáció nélkül a hajtásképzés mellett virágoznak is, így leveleikben olyan anyagoknak kell képződniük, amelyek a virágképzésben nemcsak hosszúnappalos, hanem rövidnappalos feltételek között is szükségesek. Ezt az anyagot *Csajlahján* „antezin"-nek *(anthesin)* nevezte el.

Az áttelelő és kétéves levélrózsás növények hosszúnappalos feltételek között, vernalizáció nélkül is már az első évben hajtást fejlesztenek és virágzanak, ha gibberellinnel kezeljük, rövid nappalon csak levélrózsa képződik. Ez a jelenség arra mutat, hogy hosszúnappalos

* A gibberellin kezelés legáltalánosabb módja az, hogy a megfelelő koncentráltságú gibberellin-oldatból – pipettával – naponként egy-két cseppet a kísérleti növény tenyészőkúpjára cseppentünk.

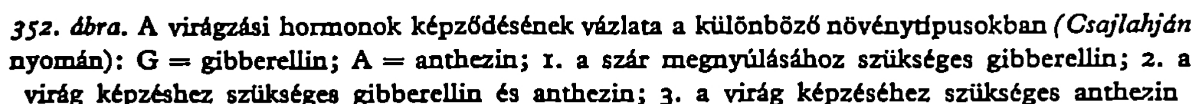
feltételek között a virágzást kiváltó anyag jelen van, ellenben hiányzik a gibberellin; viszont rövidnappalos feltételek között sem a virágképző anyag, sem a gibberellin nincs jelen.

A rövidnappalos növények hajtásaikat létrehozzák mind rövid-, mind hosszúnappalos feltételek között is, tehát a gibberellin mint hajtásképző anyag nem hiányzik, de hosszúnappalon gibberellin kezelés után sem virágzanak. Ez azt jelenti, hogy a rövidnappalos növényekben hosszúnappalos feltételek mellett hiányzik a virágképzést kiváltó anyag és annak hatását a gibberellin sem pótolja.

A „FLORIGÉN" ELMÉLET

Csajlahján szerint a hipotetikus „florigén" gibberellinből és „antezin"-ből áll. Az antezin mint virágzási hormon minden növényben azonos. A gibberellinek és antezinek viszonyát a fényigény szempontjából a rövid- és hosszúnappalos növényekben, valamint az egynyári és az áttelelő formákban a 352. ábra vázlata szemlélteti.

Ez a vázlat azt mutatja, hogy a virágképződés valamennyi említett növénytípusban csak akkor megy végbe, ha a florigénnek az említett két anyagcsoportja, nevezetesen a gibberellin és az antezin a levelekből a hajtásrügyekbe vándorol. A hosszúnappalos növények virágképződése rövidnappalos feltételek között azért marad el, mert hiányzik a gibberellin, míg a rövidnappalos növények virágképződése hosszúnappalos feltételek között



352. ábra. A virágzási hormonok képződésének vázlata a különböző növénytípusokban (*Csajlahján* nyomán): G = gibberellin; A = anthezin; 1. a szár megnyúlásához szükséges gibberellin; 2. a virág képzéshez szükséges gibberellin és anthezin; 3. a virág képzéséhez szükséges anthezin

az antezin hiányára vezethető vissza. A virágképződés elmaradása az áttelelő és kétéves növényekben – amikor alacsony hőmérsékletnek (vernalizációnak) nem voltak kitéve –, hosszúnappalos feltételek között a gibberellin hiányára, rövidnappalos feltételek között a gibberellin és antezin együttes hiányára vezethető vissza. Ez a csábító feltevés azonban – sajnos – nem alkalmazható a hosszúnappalos, leveles szárú növényekre rövidnappalos viszonyok között, sem pedig a leveles szárú kétévesekre hideg kezelés előtt, amikor a gibberellin egymagában soha nem idéz elő virágzást.

A virágzás fiziológiájával kapcsolatban összefoglalásul elmondhatjuk, hogy a fotoperiodikusan érzékeny növények virágkezdeményezése a „florigén" nevű stimuláló anyagkomplexus szabályozása alatt áll, amely a levelekben képződik és a rügyekbe transzlokálódik. A „florigén"-nek lehet pozitív szerepe, például az előzőleg inaktivált gének aktiválása, de lehet negatív is, amikor gén-represszorként működik. A florigén bioszintézisére és szállítására vezető reakciósorozatot a levélnek az a képessége szabályozza, hogy érzékelni tudja az éjszaka hosszának kis különbségeit. Ennek a funkciónak egyik kulcsa a fitokróm pigment-rendszer, amely két egymásba kölcsönösen átalakuló formában létezik. Az infravörös fénysugarakat abszorbeáló forma a virágzási stimulust szabályozza, és sötétben lassan átalakul inaktív formába. A pontos időérzékelés ennek a sötétséget igénylő biokémiai folyamatnak a florigén-reakciókkal való együtthatásából ered, amely kapcsolatban van a belső napi ritmussal. Az endogén napi ritmus egy mindenütt jelenlevő fiziológiai órát foglal magában, amelynek természete még ismeretlen.

A VIRÁGZÁS ÉS TERMÉSÉRÉS ÉLETTANA

A növények élete nem korlátlan; előbb vagy utóbb elpusztulnak. Az élet folyamatosságát a szaporodás biztosítja, amely a faj szempontjából éppen olyan fontos életjelenség, mint az egyed életében a növekedés, a fejlődés és az anyagcsere. Elhalása előtt az egyed megifjodásra alkalmas szerveket hoz létre. Az ilyen szervek azonban csak akkor tölthetik be fajfenntartási feladatukat, ha egyidejűleg szaporodásra is képesek.

A legegyszerűbb szervezetek körében, így a baktériumok, kék- és zöldmoszatok egyes csoportjaiban a szaporodás egyszerű *sejtosztódás*sal és ezt követően a sejt kettéválásával történik, majd az új sejtek önálló egyedekké válnak. A magasabb szervezettségű moszatok, továbbá a zuzmók szétszakadt telepdarabjaiból is új egyedek fejlődhetnek, sőt számos lágyszárú évelő növény rizómája – az elhaló idősebb részek kiesése következtében – darabokra hull szét és mindegyik része tovább éli életét.

A soksejtű növények, a szaporodás eme esetleges módjai mellett leginkább különleges szerveket, szaporító egységeket (sejteket), régies és megtévesztő kifejezéssel *csírák*at fejlesztenek, amelyek az anyaegyedről leválva, új egyeddé fejlődnek. Az egysejtűeknek és az egyszerűbb soksejtűeknek általában minden sejtje alkalmas a szaporításra, de fejlettebb fokon, ahol a differenciálódás már jelentős, e cél érdekében *szaporító szervek* képződnek.

A szaporító szervekben fejlődött szaporító sejteknek („csírák") azonkívül, hogy szerkezetük feladatuknak megfelelő – több jellemző sajátosságuk van.

1. A legtöbb szaporító sejt az anyaegyedekhez viszonyítva általában igen kicsiny, ezért minden nagyobb anyagveszteség nélkül nagy mennyiségben képződhet. Mivel ezek legnagyobb része kedvezőtlen viszonyok közé jutva elpusztul, ezért nagy mennyiségben való képződésük indokolt. Egy kalaposgomba vagy egy páfrány – a spórák millióit hozza létre; egy nyárfa is évente sok millió magot érlel. A spermatozoidák száma egy-egy kopulációnál több millió.

2. A faj szempontjából fontos követelmény, hogy a „csírák" az anyanövénytől lehetőleg távol kerüljenek, mert az egy tömegben való továbbfejlődés – már csak kellő tér hiányában is – eredménytelen lenne. Tehát a szaporodás kapcsolatban van az elterjedéssel.

3. A szaporító sejtek tartalék-tápanyaggal vannak ellátva, hogy mindaddig fejlődni tudjanak, amíg képessé nem válnak önálló táplálkozásra.

4. A szaporító sejtek kiszáradással, faggyal, hővel és más kedvezőtlen hatásokkal szemben igen ellenállók, bennük az életfolyamatok a minimumra csökkennek.

A továbbiakban különbséget kell tennünk az *egysejtű „csírák"* vagy *spórák* és *soksejtű „csírák"* között, amilyenek például a sarjrügyek és a magvak. Amennyiben az anyanövényről leváló spórák vagy sarjtestecskék minden további nélkül – azonnal vagy rövidebb-hosszabb nyugalmi idő után – új egyeddé nőnek ki: *ivartalan szaporodás*ról, *ill.*

vegetatív elterjesztésről beszélünk. Ha az új egyed keletkezéséhez a szaporítósejtek kétfélesége, nevezetesen hím és női ivarsejtek egyesülése szükséges, akkor a szaporodás *ivaros* vagy *szexuális*. Az ivari sejteket *gamétáknak* nevezzük, a gaméták egyesülését pedig megtermékenyítésnek (*kopulációnak* stb.) mondjuk. Az egyesülés eredménye a *zigóta*.

Az alábbiakban csak a zárvatermő magvas növények szaporodásáról lesz szó. Ezek, illetve az egyszerűbb növények szaporodásával kapcsolatos kétszakaszos egyedfejlődést kötetünk első részében már megismertük (l. 513. old.).

A ZÁRVATERMŐ MAGVAS NÖVÉNYEK SZAPORODÁSA

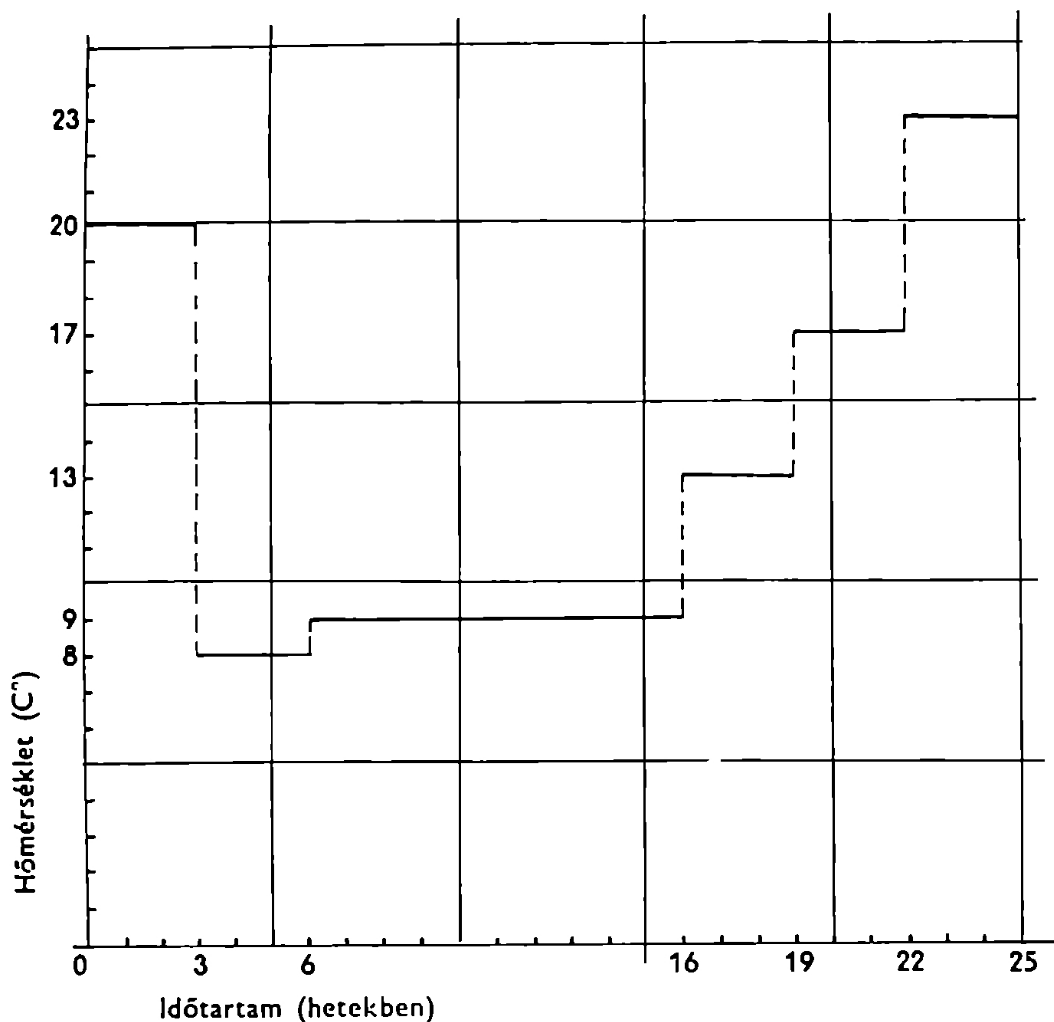
A szaporodás előfeltétele a harasztok mikro-, ill. makrosporofillumaival homológ szaporító szervek (porzók és a termők), valamint az ivartalan és ivaros szaporodás feltételeit biztosító egyéb virágrészek normális fejlettsége. Amennyiben a tágabb értelemben vett szaporító szervek, vagy a megtermékenyítést elősegítő egyéb virágrészek fejlődésében valamilyen rendellenesség keletkezik – az ivaros szaporodást az *apomyxis*, a *parthenogenesis* és egyéb szaporodási formák váltják fel (l. 513. oldal). Az ivaros szaporodást a nagyrészt sporofiton szövetekből felépülő virág fejlődése, a megtermékenyítés és a termésképzés mozzanataira bontva ismertetjük.

A VIRÁG FEJLŐDÉSE

Példaként célszerű olyan növényeket, illetve virágokat választani, amelyeket esetleg saját magunk is közelebbről tanulmányozhatunk. E tekintetben az egyik legjobban tanulmányozott és ismert növény a tulipán. A tulipánvirág teljes kifejlődéséhez kb. 25 hétre van szükség. Ebben az első mozzanat *a virágrügy kezdeti differenciálódása*, amely kedvező körülmények között 3 hetet igényel. Ezt követi *a virágrészek lassú kialakulása*, amely kb. 13 hétig tart. Ez idő alatt már a szár (a virágkocsány) is növekedésnek indul, de ez még jelentéktelen. A harmadik fázisban következik be a *virágrészek gyors növekedése és a kocsány megnyúlása*. Ez mintegy 9 hetet igényel.

A virág fejlődésének mindhárom fázisában alapvető a megfelelő hőmérséklet. Amennyiben a tulipánhagymákat túl magas (25–30 C°) vagy túl alacsony (1–2 C°) hőmérsékleten raktározzuk, a virágrügykezdemény kialakulása elmarad. A virágfejlődés első fázisában 20 C° az optimális hőmérséklet, a másodikban 8–9 C°, a harmadikban 20–23 C° (353. ábra). Ha a virágkezdemények kialakulásakor a hőmérséklet alacsony (12–13 C°), akkor a virágrészek száma szaporodik.

Egy másik szemléletes példa a *Chrysanthemum* virágzatának (virágának) a fejlődése. Ebben is három fázis ismerhető fel. Meg kell említeni azonban, hogy ennél a virágnál – a hőmérséklet mellett – főleg a fotoperiódusnak van nagy szerepe (l. 513. oldal). A virágkezdemények kialakulásához legalább 8 hosszú éjszakára van szükség. A hosszú éjszakák induktív hatása abban nyilvánul meg, hogy a tenyészőkúp növekedése rövid időre megáll, majd eme kezdeti „sokk" után az osztódás és a sejtek növekedése újból megindul, de most



353. ábra. A tulipánvirág fejlődéséhez szükséges optimális hőmérséklet alakulása (*Hartsema* és munkatársai nyomán)

már nem a tenyészőkúp (a leendő *receptakulum*) tetején, hanem annak szélein. A kis dudorokból fészekpikkely- és viráglevelek fejlődnek (354. ábra). Ha a fotoperiódusos stimulus nem kielégítő, pl. 3–6 hosszú éjszaka után a növényeket ismét rövid éjszaka és kedvezőtlen hőmérséklet hatásának tesszük ki, akkor megáll a virágrügy fejlődése és helyette vegetatív hajtásokkal körülvett, abortálódott virágzat, úgynevezett „*koronarügy*" alakul (355. ábra). A harmadik fázisban a virágrészek gyors növekedése és a virágkocsány megnyúlása valósul meg.

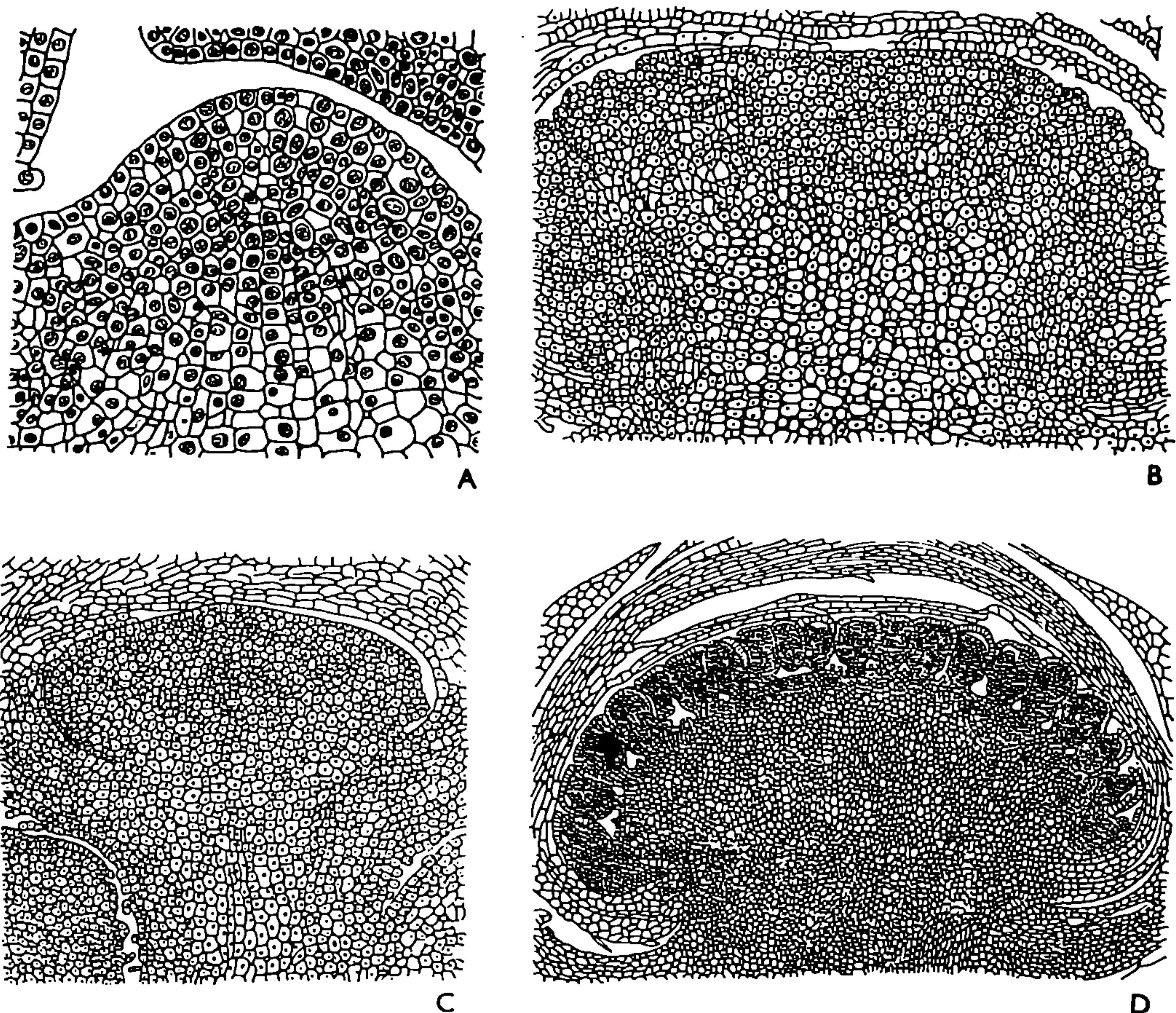
A fotoperiódus, a hőmérséklet és a virágzási hormonok (auxin, gibberellin) viszonyának mesterséges megváltoztatásával a virágzat fejlődése mindhárom fejlődési fázisban befolyásolható.

Igen érdekes megfigyeléseket tehetünk, ha a tök (*Cucurbita pepo*) virágjainak fejlődését kísérjük figyelemmel. Mint ismeretes, a tök egyivarú virágokat fejleszt, vagyis csak porzókat tartalmazó hím virágokat vagy csak termőt tartalmazó nővirágot. A virágok a levelek hónaljában általában egyesével jelennek meg. Amint *Nitsch* és munkatársai megfigyelték, a virágok egymásutániságában (kronológiai sorrendjében) bizonyos törvényszerűségek érvényesülnek. Ezt a sorrendet a virágok sematikus ábrázolásával a 356. ábrán tüntetjük fel, és ez a következő (alulról felfelé):

1. fejletlen, kinyílás nélkül elhervadó hím virágok;
2. normális porzókat tartalmazó hím virágok;
3. nővirágok, funkcionáló bibével;
4. porzó nélküli, kicsiny, zöld színű sziromleveleket képező steril hím virágok;
5. csökevényes sziromlevelű, de fertilis, nagy ováriumú nővirágok;
6. megporzás nélkül (partenokarpikusan) továbbfejlődő, óriási ováriumú nővirágok.

A tök virágainak fejlődését és sorrendjét a hőmérséklet és a fény szabályozza, de hormonális kezeléssel is befolyásolható. Nézzünk meg néhány esetet, amikor normálistól eltérő körülmények hatnak a virágfejlődésre.

Rövidnappalos (8 órás) megvilágításban a szabályozó tényező a hőmérséklet, amennyiben 10 C°-on az első nővirág a 16. levél hónaljában jelenik meg, a 100%-os női régió pedig csak a 20. nódusztól – szárcsomótól – kezdődően. Emeljük az éjjeli hőmérsékletet 17 C°-ra; ekkor az első nővirág a 20. nóduszban keletkezik, míg a 100%-os női régió csak a 45. levél után alakul ki. Ha az éjjeli hőmérséklet 30 C° – az első nővirág csak az 58. nódusz-



354. ábra. A *Chrysanthemum* virágzatának fejlődése; A – a tenyészőkúp hosszmetszete 3 hosszúéjjeles indukálás után (180x); B – 14 hosszú éjszaka után (60x); C – 18 hosszú éjszaka után (60x) és D – 30 hosszú éjszaka után (15x) (*Popham* és *Chan* nyomán)

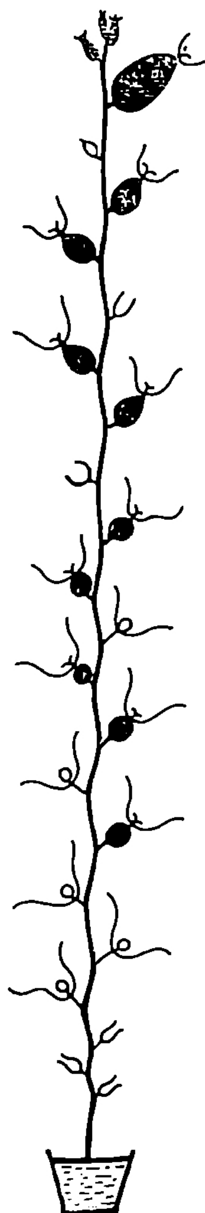


355. ábra. A *Chrysanthemum* „koronarügye" (*Popham* és *Chan* nyomán)

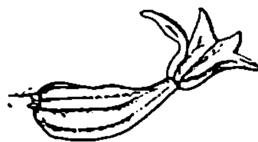
ban jelentkezik. Az összes felsorolt esetben az első virágok hím jellegűek. Fordított sorrendet, vagyis nővirággal való kezdést nem figyeltek meg. Megfordítva: állandó (24 C°-os nappali, és 17 C°-os éjjeli) hőmérsékleten a virágok szekvenciáját (egymásutáni sorrendjét) a fotoperiódus szabályozza. Nővirágok csak 8 órás vagy hosszabb éjszakák esetén képződnek. A 8 órás éjszakát egymás után legalább kilencszer meg kell ismételni, de a 12 órás éjjel már három alkalommal is hatásos. A legtöbb nővirág 18 órás éjjelek hatására fejlődik. A sötét periódus további fokozása már gátló hatású. De nemcsak a fény tartamának, hanem minőségének is van szerepe. Kék fényben viszonylag gazdag fénycsővilágításban csak a nővirágok fejlődnek normálisan, a hím virágok nem. Viszont vörös fényben gazdag megvilágításban csak a hím virágok normálisak, a nővirágok felnyílás nélkül ledobódnak.

Az uborka esetében – amely a tök igen közeli rokona – érdekes összefüggést figyeltek meg a virágok ivari aránya és a növekedést szabályozó hormonok mennyisége között. Az uborkán a levelek hónaljában hím és nővirágok egyaránt fejlődnek. Normális auxin (IES) tartalom mellett csak nővirágok szerveződnek. Az auxin tartalom csökkentésével (pl. az auxintermelő fiatal levelek eltávolításával) növelni lehet a hím virágok számát. Az idősebb levelek eltávolítása ellenkező hatású (az idősebb levelek auxin-inhibitorokat termelnek), ezért a nővirágok képződése lép előtérbe.

Különösen érdekesek *Galun* kísérletei, aki az uborka nagyon fiatal hímvirág-kez-



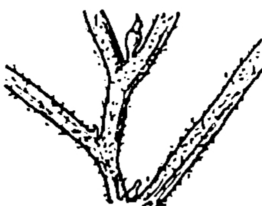












356. ábra. A *Cucurbita pepo* („asztalok királynője" változat) monoikus virágtípusai és azok egymásutáni elhelyezkedése a hajtáson (*Nitsch* nyomán)

kezdeményeit a nóduszról leemelve olyan táptalajra helyezte, amely 0,1 mg/l IES-t tartalmazott. A hímvirág-kezdemények IES jelenlétében nővirágokká fejlődtek. Ezt a hatást azonban 0,3–3 mg/l gibberellinsavval ellensúlyozni tudta. A gibberellin kezelés tehát ellentétes hatást vált ki. Ezekből a kísérletekből arra következtethetünk, hogy az uborkán a hím és nővirágok viszonyát (arányát) a fiatal és idős levelek által termelt hormonok mennyisége határozza meg.

A MEGTERMÉKENYÍTÉS

A pollenszem (redukált hím gametofiton) tömlőhajtása sok tekintetben a gombák spórájának kihajtására („csírázására") emlékeztet. A pollentömlő növekedéséhez szükséges tápanyagok a pollenszemben raktározódnak, jelentős mennyiségű auxin kíséretében. Az a körülmény, hogy a pollentömlők növekedése sokkal jobb a bibeszál szövetében, mint mesterséges táptalajon, arra enged következtetni, hogy a bibeszál szöveteiből nemcsak tápanyagokat, hanem vitamin típusú, specifikus hatású anyagokat is kap.

A pollenszem általában csak ugyanazon növényfaj bibéjén hajt tömlőt, idegen fajokon igen rosszul, vagy nem. Ez esetben összeférhetetlenségről (inkompatibilitásról) beszélünk. A növényeknek azonban van élettani önsterilitása is, ami azt jelenti, hogy ugyanazon egyed bibéin a pollenszem rosszul „csírázik", mert valószínűleg gátlóanyagok képződnek vagy vannak jelen.

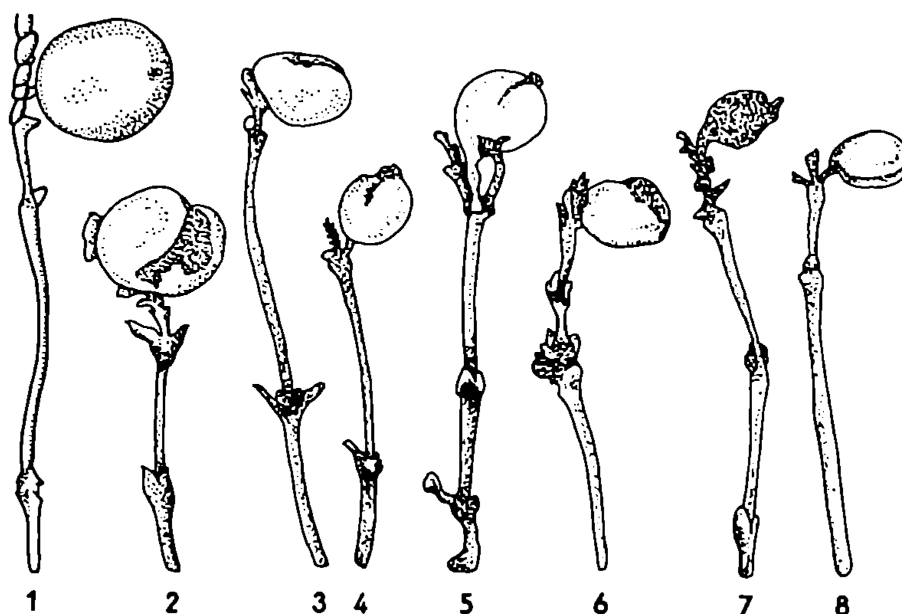
Amikor a pollentömlő az embriózsákot (a redukált női gametofitont) eléri, a szinergidák (l. 529. oldal) hatására az embriózsák fala feloldódik és a két csupasz hím ivarsejt kiszabadul. Az egyik a petesejttel, a másik az embriózsák magjával egyesül. Megtermékenyítés nélkül általában sem a petesejt, sem az embriózsák központi magja nem képes osztódni; megtermékenyüléskor az érett petesejtben levő valamilyen gátló anyag kiküszöbölődik. E folyamatoknak a biokémiai természetét még alig ismerjük. Tény azonban, hogy különböző anyagokkal kiválthatjuk ugyanezeket a hatásokat, vagyis mesterséges parthenokarpiát hozhatunk létre (l. 530. oldal).

A magház a megtermékenyítés előtt igen kevés auxint tartalmaz, míg a megtermékenyítés után auxin-szintje gyorsan emelkedik. A megtermékenyítés után a magházban a leendő magvak embriója és endospermiuma az auxinképzés centrumává válik; innen szállítódik az auxin a magház falába, amely a stimuláló hatásra gyors növekedésnek indul és termésfallá alakul (l. 530. oldal). Az asszimilátumok áramlása szoros összefüggésben van a magház auxintartalmával, amennyiben a tápanyagok általában a magasabb auxinkoncentráció helyére szállítódnak. A termés kialakulásában, a tápanyagok felhalmozódásában tehát jelentős szerepe van a megtermékenyítéssel bekövetkező hormonhatásnak.

Az elmondottakat jól illusztrálják *Dolfuss* kísérletei. A hóbogyó (*Symphoricarpus racemosus*) azon magházaiból, amelyekből a magkezdeményeket kioperálta, termés nem fejlődött. Ha viszont az eltávolított magkezdemények helyébe IES-pasztát tett, akkor a normálist megközelítő, sőt egyes esetekben nagyobb termés alakult ki (357. ábra).

Az elhalt pollenszemek megtermékenyítés nélkül is megindítják a magház növekedését, pl. az *Orchidea* esetében, nyilván a pollenszemekből kidiffundáló anyagok révén. A *Petúnia*-pollenszem vizes kivonata a megtermékenyítetlen magkezdeményű magházakba injektálva is megindítja azok növekedését.

Ezek és az ezekhez hasonló kísérletek tehát azt mutatják, hogy a pollenből és az ováriumból származó auxinnak, továbbá egyéb hormonoknak jelentős szerepük van a magház növekedésének megindításában, illetve annak fokozott növekedésében. Csakhogy a megtermékenyítést és a magkezdemény növekedésének megindulását nem lehet csupán



357. ábra. Symphoricarpus racemosus 1. kezeletlen termés; 2. felmetszett, majd összenyomott termés; 3., 4. a kiemelt magkezdemény pollenpasztával helyettesítve; 5., 6. a kiemelt magkezdemény IBS-pasztával helyettesítve; 7. a magkezdemény eltávolítva; 8. a termés nagysága a kísérlet kezdetén (*Dollfus* nyomán)

egy vagy néhány stimuláló anyag hatására visszavezetni. A kísérletek arra mutatnak, hogy az auxinok, a kinetin és egyéb, a sejtosztódást megindító speciális faktorok, metabolitok együttes jelenléte szükséges a magkezdeménynek maggá, illetve a termőnek terméssé való fejlődéséhez.

AZ EMBRIÓ KIALAKULÁSA

Az embriófejlődés tanulmányozása fiziológiai szempontból az embriótenyészetek megvalósításával vált lehetségessé. *Hanning* (1904) volt az első, aki a retek és a torma aránylag nagy embrióit – különböző cukrokat, ásványi sókat, növényforrázatokat, aminosavakat és zselatint tartalmazó – táptalajon sikerrel nevelte fel.

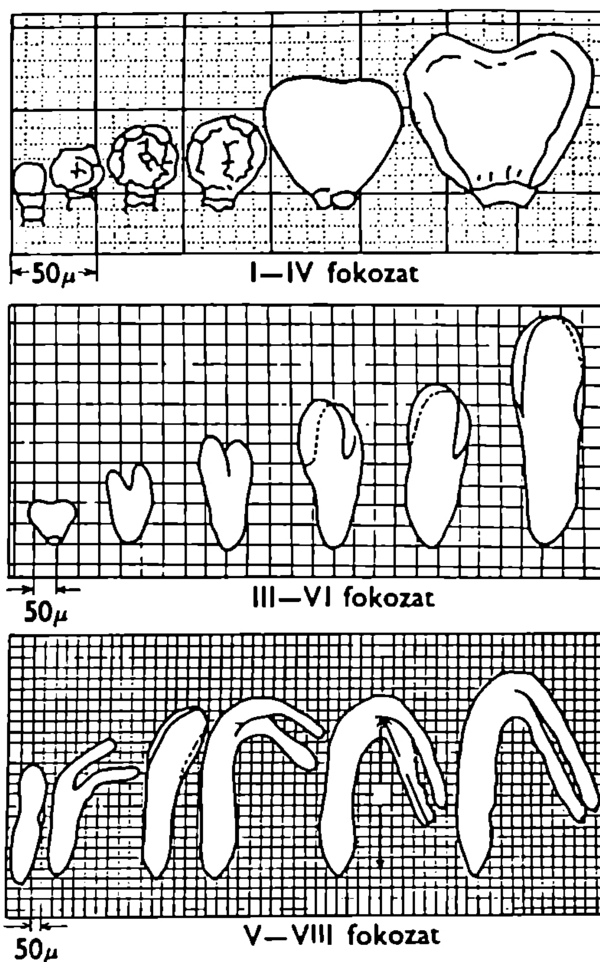
Az embriótenyésztés – amennyiben az embrió elég nagy – nem nehéz, hiszen a nagyobb embriók már egyre kevesebb cukrot igényelnek. Például a maszlag- *(Datura)* vagy a pásztortáska- *(Capsella)* embriók az „elő-szív" (I–IV.) fokozatban 8–10%, a „szív" (III–VI.) fokozatban 1–2%, a „korai torpedó" (V–VIII.) fokozatban 0,1–1%' a „torpedó" fokozatban 0,1–0,2% nádcukrot igényelnek (358. ábra).

Az egészen kicsiny, „szív" fokozat körüli embriók felneveléséhez az ásványi sók és a cukor nem elegendők. *Van Overbeek* kókusztejben „szív" stádiumú maszlag-embriókat nevelt fel. A kókusztej pótolható maláta-, élesztő- és tejes kukorica kivonattal is. Nem pótolható azonban olyan szintetikus táptalajjal sem, amely B_1-, B_6-, és C-vitamint, pantoténsavat, adenint és borostyánkősavat tartalmaz. Ugyanis a kókusztej hatótényezője nem azonosítható egyik ismert auxinnal vagy vitaminnal sem.

PARTHENOKARPIA

Vannak növények, amelyek megtermékenyítés nélkül is képesek terméshképzésre, pl. a banán- és ananászfélék, a citrom, egyes szőlőfajták stb. A megtermékenyítés nélkül keletkező termések mag nélküliek, vagy embrió nélküli magvakat tartalmaznak. Az ilyen terméseket parthenokarp terméseknek, a jelenséget pedig parthenokarpiának nevezzük. Ennek kiváltó tényezője a magház abnormálisan magas auxintartalma, ezért további hormon-stimulus nélkül is fejlődésnek indulhat és terméssé alakulhat.

Gustafson vizsgálatai szerint (1939) a parthenokarp termés képzésére hajlamos fajok ováriuma általában több auxint tartalmaz, mint amelyek normális megtermékenyüléssel hoznak gyümölcsöt.



358. ábra. A pásztortáska (*Capsella bursa-pastoris*) embriójának fejlődése (*Rijven* nyomán)

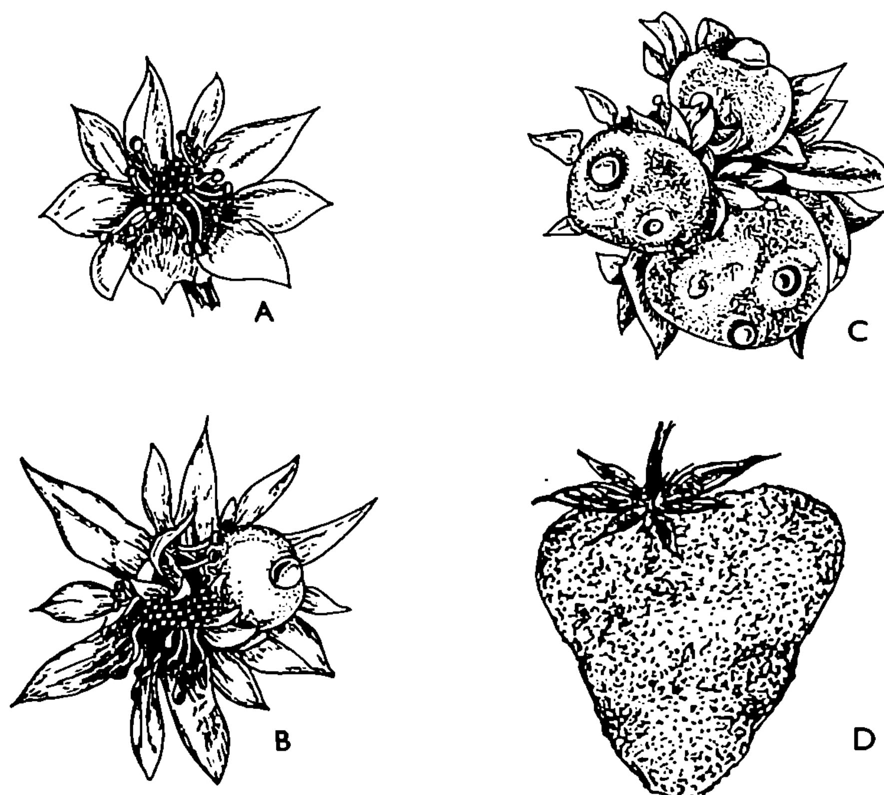
POSZTFLORÁLIS JELENSÉGEK

A megtermékenyítés eredményeképpen számos, külsőleg is látható változás megy végbe a virágban. A magrügyek és a magház növekedésnek indul. A porzó, a párta - és sok esetben a csésze is - elhal és lehull, ugyanakkor a virágkocsány megvastagodik. Az elhaló és a megmaradó részek megváltozásait a fejlődő embrióra vezethetjük vissza, és fel kell tételeznünk, hogy a megtermékenyített petesejt, valamint a belőle fejlődő embrió bizonyos hormonokat választ ki magából, amelyek az említett korrelatív jelenségeket irányítják.

Ismert és igen érdekes tény, hogy az elvirágzás jelenségei már akkor megkezdődnek, amikor a pollenszem a bibére kerül és tömlőt hajt. Az orchideafélék virágait éppen a megporzás akadályozásával tudjuk hosszú ideig friss állapotban tartani. Nyilvánvaló, hogy a posztflorális jelenségeket a pollenből a bibére átdiffundáló anyagok váltják ki, amelyben legnagyobb szerepe valószínűleg az auxinnak van.

Kezdetben a termés sejtosztódással növekedik, később a sejtek megnyúlása a jelentős. A termés végső kialakulásában - legalábbis a húsos termések (gyümölcsök) esetében - a magvaknak is van jelentőségük. Például a szőlőbogyó annál nagyobb, minél több magot tartalmaz. A szamóca deformált „termést" hoz létre, ha az aszmagok egy részét eltávolítjuk, vagy a megtermékenyítés részleges (359. ábra). Az almán és a különböző csonthéjasokon is megfigyelték, hogy a magvak egyenlőtlen eloszlása a termés deformálódását vonja maga után.

A termés és a mag érése nem csupán tartalék-tápanyagok felhalmozása és eközben végbemenő bonyolult morfológiai átalakulás, hanem mélyreható biokémiai változás is.



359. ábra. A makkocska fejlődésének hatása a földi eper receptákulumának növekedésére: A – megporzatlan virág, receptákulum nem fejlődik; B – egyetlen makkocska fejlődése esetében csak a közelében levő receptákulum-rész növekedik; C – néhány makkocska jelenlétében a receptákulum megfelelően nagyobb része növekedik; D – teljes értékű megporzás esetén normális gyümölcs fejlődik (*Nitsch* nyomán)

A TERMÉSFEJLŐDÉS ÉS TERMÉSÉRÉS

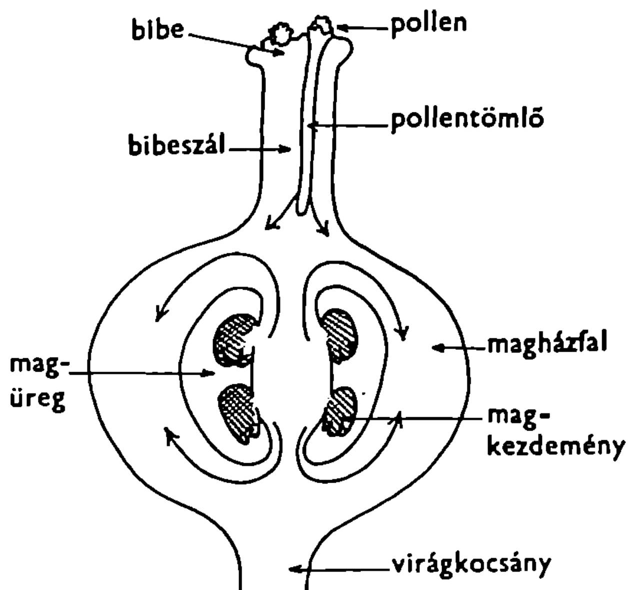
Fiziológiai szempontból lényegtelen, hogy a termés a magház falának megnagyobbodásából vagy a receptákulumból, esetleg más virágrészek és a magházfal szöveteinek az egyesüléséből keletkezik-e. Lényeges viszont az, hogy a gyümölcs fejlődéséhez hormonális stimulus szükséges. Ezt a hormont szállíthatják a pollenszemek, a magkezdemények vagy a fejlődő magvak (360. ábra). A hormonok fő forrása az endospermium, amely a pollen generatív magjának és az embriózsák magjának összeolvadásából keletkezik. Ezeknek a hormonoknak az azonosítása és hatásuk pontos elhatárolása nehézségekbe ütközik, mert az extraktumban a növekedésgátló anyagok is jelen vannak, s akadályozzák a biológiai elemzést.

Ha egyszer az ovárium már ingerelve volt, annak növekedése az alábbi sémák egyike szerint megvalósul:

1. Egyszerű szigmoid növekedési görbe szerint, mint az alma és a paradicsom; vagy
2. kétcsúcsú görbe szerint, mint pl. a cseresznye, a füge és némely bogyós termés. Ez utóbbi esetben a megtermékenyítést gyors sejtosztódás, majd lassú sejtmegnyúlás követi.

A két növekedési ciklus közé hosszabb szakasz iktatódik, aránylag jelentéktelen növekedéssel.

Általában amíg a sejtosztódáson alapuló növekedése viszonylag rövid időtartamú, addig a sejtmegnyúlás egészen az érésig tart. A termés nagyságát a sejtek száma és azok mérete együttesen határozzák meg. A termésfejlődés korai szakaszában a sejtek többnyire csak protoplazmát tartalmaznak. A sejtmegnyúlás idején nagyobb vakuólumok is keletkeznek bennük, amelyekben a levelek szintetizálta szénhidrátok és más vegyületek halmozódnak fel. Ezek az anyagok a termések szerint specifikusak, és összetételük az érett termésekben nagyon sokféle lehet. Némely termés, pl. az alma, a banán és a datolya – szénhidrátokat raktároznak. Az olajbogyóban és más tipikus olajos termésekben viszont zsírok halmozódnak fel. Ismerünk bogyós gyümölcsöket, amelyekben a savak dominálnak, pl. almában és a körtében az almasav, a citromban és az ananászban a citromsav, ismét másokban – pl. a szőlőben – a borkősav. A fehérjetartalom valamennyi termésben meglehetősen alacsony, pl. az olajbogyóban 1,7%, az almában 0,3% (friss súlyra vonatkoztatva). A foszfortartalom – amely az anyagcserében kulcsszerepet betöltő elem – nem több, mint a fehérjenitrogén. A foszfor a különböző szerves vegyületekben, pl. a nukleotidokban, koenzimekben, foszforozott cukrokban és savakban fordul elő. Ezek egyike-másika fontos szerepet játszik az érés folyamatában.

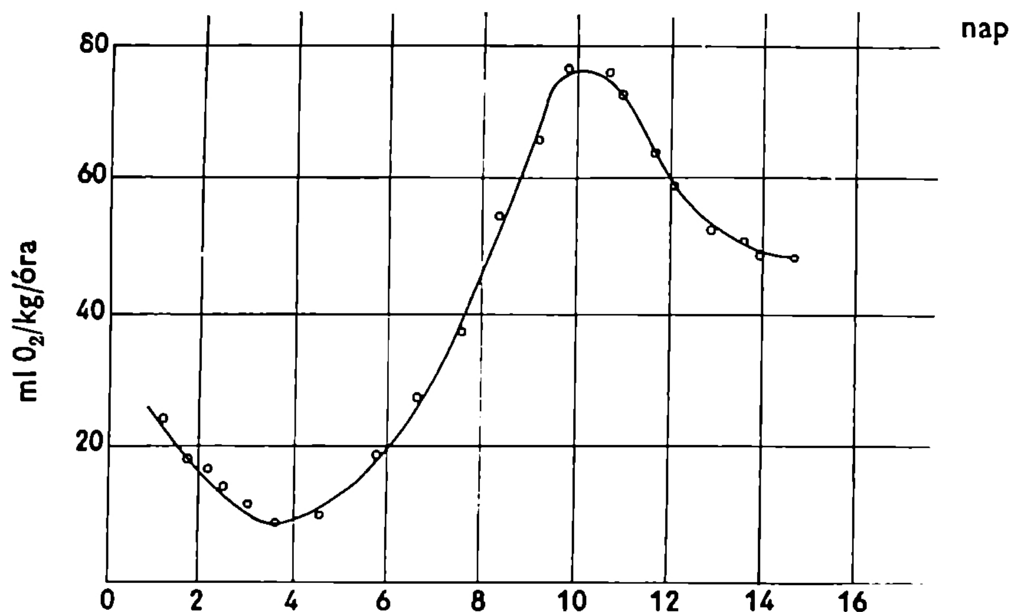


360. ábra. A gyümölcsfejlődés hormonális forrásai, vázlatosan

A GYÜMÖLCS LÉGZÉSE

A termések – mint általában minden aerób szervezet – oxigént vesznek fel és széndioxidot választanak ki. Rendszerint e két gáz részleges (parciális) nyomásának méréséből kapott index mutatja a légzés aktivitását. Ha az oxigénfelvétel vagy a széndioxid-fejlődés mértékét a termésfejlődés korai állapotától az érésig követjük, annak állandó csökkenését figyelhetjük meg. A csökkenés feltűnőbb, ha az eredményt a friss vagy a szárazsúlyra vonatkoztatjuk, és még pregnánsabb, ha a nitrogént vesszük összehasonlítási alapul, mert a relatív fehérjetartalom a vakuólumok keletkezésével, valamint a cukor, a savak, a poliszacharidok felhalmozódásával párhuzamosan csökken.

Ha kifejlett, de éretlen gyümölcsöket leszedünk, és kedvező feltételek között érleljük, akkor a légzési *(respirációs)* érték állandóan csökken, és a kísérleti objektumtól függően néhány nap vagy hét múlva eléri a minimumot. A görbe alakulásában természetesen az érettségi állapot, a hőmérséklet és a levegő O_2- és CO_2-tartalma is szerephez jut. Ezután a respirációs görbe hirtelen és meredeken emelkedik. *Kidd* angol kutató ezt *a légzés „klimakterikus emelkedésének”* nevezte el (361. ábra). Ez a felfedezés jótékonyan hatott a gyümölcsérés fiziológiai sajátosságainak a megismerésére is. A klimaktériumot a termés életében olyan állapotnak tekintjük, amely a leszedés után a fejlődés és az érés közötti



361. ábra. A banántermés klimakterikus légzési görbéje

határt jelzi. A klorofill eltűnése az érésben levő gyümölcs héjából – szorosan kapcsolódik a klimakterikus légzés folyamatához. Ez főleg a banánon, de más gyümölcsökön is megfigyelhető, pl. bizonyos alma- és körtefajták zöld színének sárgába való áttérésekor, vagy a szilva és más gyümölcsök zöld, piros-kék színváltozásakor. A színváltozás oka többnyire a klorofill elbomlásán alapul, míg a sárga pigmentek (a karotin és a xantofill) mennyisége viszonylag állandó marad. A gyümölcs húsának a puhulása is szorosan kapcsolódik a respirációs görbéhez. Például az avocado* termése mindaddig alkalmatlan fogyasztásra, amíg a klimaktérium csúcsára el nem ér. Az érés folyamán bekövetkező kémiai átalakulásokat a 23. táblázat mutatja.

A felsorolt jelentősebb anyagok közül bármelyiket felhasználhatjuk összehasonlításra. Amennyiben a pektint választjuk vizsgálódásunk tárgyául – mint olyan anyagcsoportot, amely az érés folyamán jelentősen változik –, akkor a következőket mondhatjuk el. Mindenekelőtt figyelembe kell venni, hogy a pektin galakturonsav-egységekből álló hosszú lánc, amelyben a galakturonsav galaktóz és arabinóz cukormolekulákkal asszociálódik. A molekula –COOH csoportjai vagy szabadok, vagy metoxi csoportokkal észterifikáltak.

A pektin tulajdonsága a szabad és az észterifikált csoportok arányától, és nem a molekulalánc hosszúságától függ. A kalcium ezekkel a –COOH csoportokkal reagál, és a jól oldódó pektin kalciumpektáttá alakul, amely a sejtfalak között mint középlemez helyezkedik el. Igen valószínű, hogy némely gyümölcsben az érés folyamán a pektin azáltal válik oldódóvá, hogy a kalcium –COOH csoportokról disszociál, és nem a poligalakturonlánc rövidülése következtében. Néhány gyümölcsben azonban kimutatták, hogy a lánc hasításában mind a pektin-metilészteráz (amely a metoxi csoportot hasítja), mind a poligalakturonáz enzim részt vesz, és az érés folyamán mindkettő igen aktív. Ha ezek az enzimek valóban kulcsszerepet töltenek be az érési folyamatban, akkor annak a kimutatása szükséges, hogy milyen viszonyban van azok keletkezése a légzés klimakterikus felemelkedésével. Alter-

* Az avocado a trópusokon sokfelé termesztett *Persea gratissima* nevű növény szilvaszerű termése.

23. táblázat

A gyümölcs neve	Alkotóelemek	Analizált rész	100 g friss súlyban van (g),	
			leszedéskor	rakt. után
Alma	Redukáló cukrok	Terméshús	4,7	7,0
	Nem-redukáló cukrok	Terméshús	2,8	0,4
	Keményítő	Terméshús	2,0	0,1
	Almasavak	Terméshús	1,00	0,60
	C-vitamin	Terméshús	0,21	0,07
	Protein	Terméshús	0,20	0,24
	Protopektin	Terméshús	0,68	0,08
	Oldódó pektin	Terméshús	0,17	0,45
	Klorofill	Héj	$2{,}2 \times 10^{-4}$	$1{,}5 \times 10^{-4}$
	Karotin	Héj	$3{,}3 \times 10^{-5}$	$8{,}0 \times 10^{-5}$
Körte	Propektin	Terméshús	0,80	0,10
	Oldódó pektin	Terméshús	0,20	0,60
	Almasav	Terméshús	0,32	0,32
	C-vitamin	Terméshús	0,10	0,06
Citrom	Össz. cukor	Terméshús	9,6	7,7
	Citromsav	Terméshús	5,58	5,38
	C-vitamin	Terméshús	0,067	0,045

24. táblázat

RESPIRÁCIÓS ÉRTÉKEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA
NÉHÁNY GYÜMÖLCS ESETÉBEN, 20 C°-ON

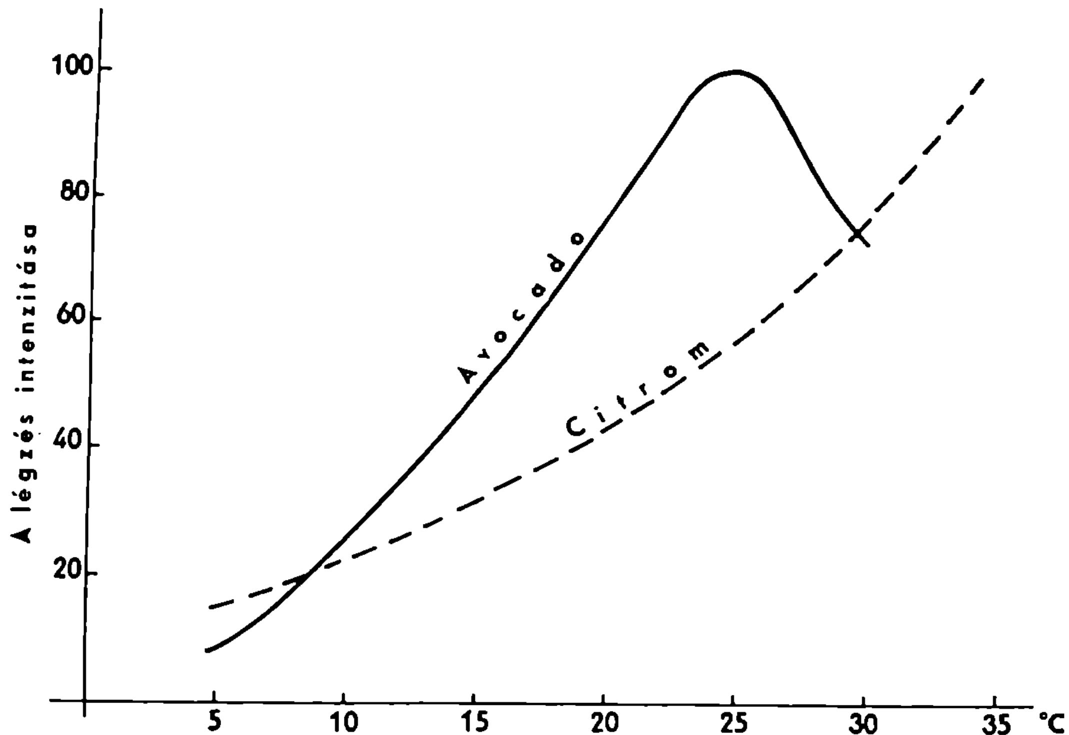
Klimakterikus típus			Nem-klimakterikus típus	
Gyümölcs	O_2 vagy CO_2 ml/kg óránként		gyümölcs	O_2 vagy CO_2 ml/kg óránként
	minimum	maximum		
Alma	8	15	Ananász	12
Avocado	35	155	Citrom	10
Banán	20	60	Narancs	13
Körte	12	38	Szamóca	65

natívan ez az enzim jelen lehet állandóan is, de az éretlen termések inhibitorai által inaktivált állapotban. Ha ez így van, akkor az inhibitorok sorsát kell tanulmányozni.

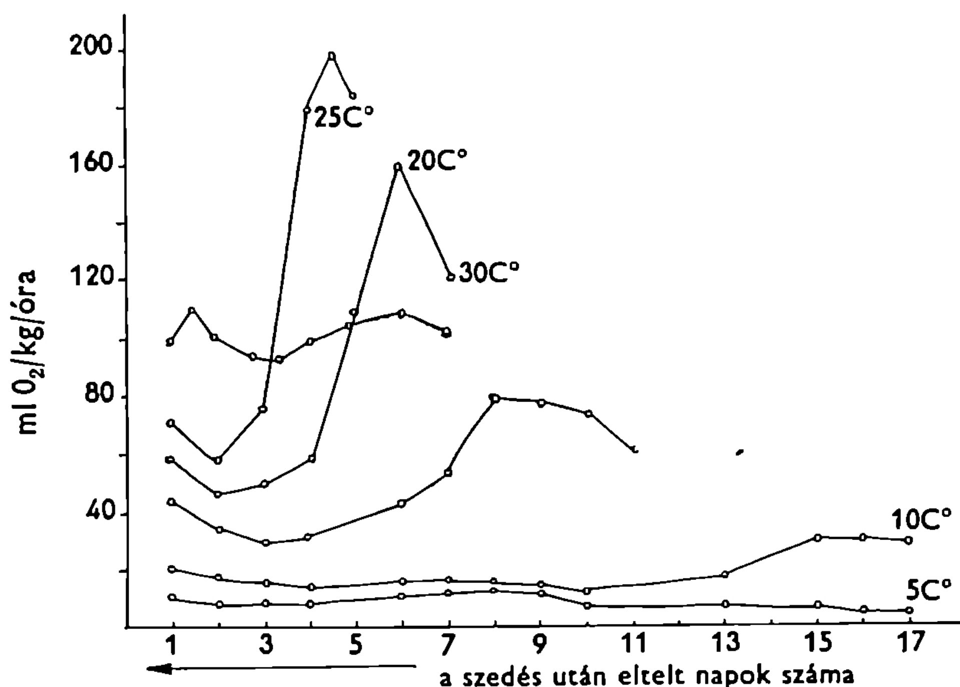
A klimakterikus minimumban és a csúcsban – adott feltételek között – megfigyelt respirációs érték jellemző az egyes fajokra. De nem minden gyümölcsben van respirációs emelkedés. Némelyikben, pl. a citromban az oxigén felvétele vagy a CO_2 termelése az érés folyamata során fokozatosan hanyatlik egészen a megöregedésig. A 24. táblázat két típusú gyümölcs respirációs értékeiről összehasonlító adatokat mutat. A két változat közötti differencia valószínűleg különböző tényezők (fehérjetartalom, a rendelkezésre álló szerves savak, nukleotidok, koenzimek) kombinációjának tulajdonítható.

A TERMÉSÉRÉS SZABÁLYOZÁSA

A leszedett gyümölcsök légzését és érését a hőmérséklet, továbbá az oxigén és széndioxid gázok mennyisége határozzák meg. A hőmérséklet hatása minőségi és mennyiségi is egyaránt. Viszonylag szűk határokon belül (5–30 C° között) a termések légzésének intenzitása – mint minden élő szervezeté – válasz a hőmérsékletre, s bizonyos értelemben jellemző kémiai reakciók egymásutánja. A légzési érték emelkedése a hőmérséklet emelkedésével nem mindig egyöntetű. Az avocado légzése érzékenyebben igazodik a hőmérséklethez, mint a citromé (362. ábra). Az ilyen kísérleti eredmények azt mutatják, hogy a legmegfelelőbb – pl. a banán és a körte – termésekhez akkor jutunk, ha a raktározási hőmérséklet a 20 C°-hoz közel van. Amennyiben nem tartjuk be az optimális hőmérsékleti



362. ábra. A hőmérséklet hatása az *Avocado* (———) és a citrom (– – – –) légzésére



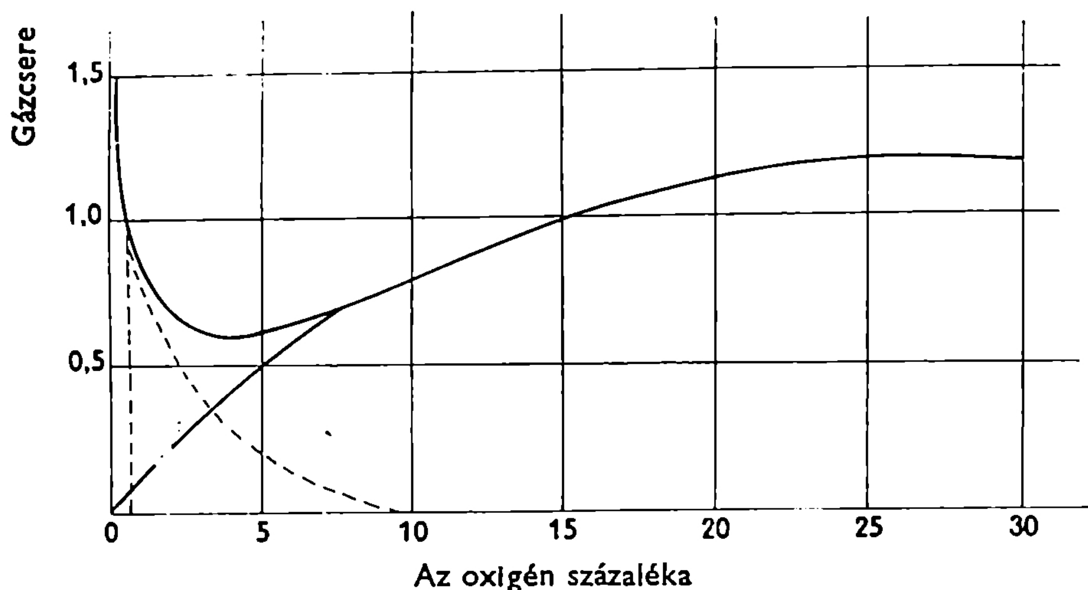
363. ábra. A változó hőmérséklet hatása az *Avocado* klimakterikus légzésének alakulására

viszonyokat, a légzési görbe megváltozik, pl. az avocado esetében (363. ábra). Világos, hogy a 10 és 25 C° hőmérséklet között határozott klimakterium van, és a termés normálisan érik. A különbség az adott hőmérsékleteken csak az éréshez szükséges időben van. De a feltűnő a különbség 5 és 30 C°-on. Mindkét esetben a légzés nem-klimakterikus és az érés el is marad, a gyümölcs húsa megsötétül, s a termés ehetetlen. Minden gyümölcsnek sajátos hőmérsékleti igénye van, amelyet ha nem kap meg az érés folyamán, károsul. A banán pl. 12–13 C° alatti, némely almafajta viszont 1 C° hőmérsékleten raktározandó, míg más almafajták 4–5 C° alatt már nem raktározhatók. A magas hőmérsékletnek is van káros hatása, de ezt eddig csak néhány gyümölcsön tanulmányozták. Kétségtelenül minden termés számára megvan a jellegzetes hőmérsékleti határ. Figyelemre méltó, hogy sok trópusi és szubtrópusi gyümölcs meglehetősen magas hőmérsékletnek van kitéve, amíg a fán van, de erre a magas hőmérsékletre csak akkor válik érzékennyé, amikor a fáról leszedik.

Bár a gyümölcsöket sok év óta levegőn raktározzák, a fiziológiai kutatások azt igazolják, hogy a raktározáshoz más atmoszféra kedvezőbb. Mivel az oxigén és a széndioxid a légzési folyamat részesei, várható, hogy e gázok parciális nyomása és diffúziós sebessége a gyümölcsök anyagcseréjére jelentős hatást gyakorol. A 364. ábrán a széndioxid-termelés azon oxigén-koncentráció függvényében van feltüntetve, amelyen a gyümölcs raktározva van. A légzés gyorsaságát minden oxigén-koncentrációra vonatkozólag ki tudjuk számítani, és a levegőre vonatkoztathatjuk, sőt nulla oxigéntartalomra tudjuk vonatkoztatni (extrapolálni) (364. ábra). Az a megfigyelés, hogy egy adott oxigén-koncentráció a légzés meghatározott gyorsaságának felel meg, – a gyümölcsök és főzelékfélék tárolásánál gyakorlati szempontból hasznosítható.

A raktározó helyiségben az oxigéntartalom olyan mértékű csökkentésével, amely még az aerób légzést biztosítja – a CO_2-kiválasztást a minimumra szoríthatjuk vissza.* Mennél jobban sikerül a légzés intenzitását csökkenteni, annál hosszabb ideig tarthat a raktározás.

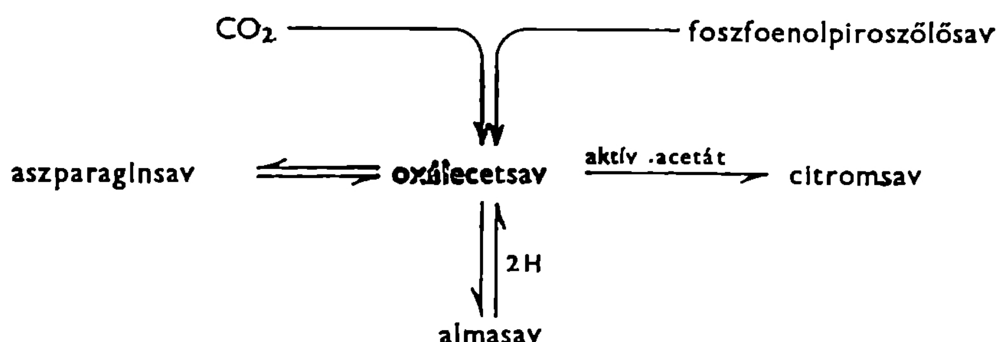
* Ez a 364. ábrán kb. 7,5 %-nyi O_2 jelenlétében alakul ki.



364. ábra. Különböző oxigén-koncentráció mellett raktározott alma CO_2-kiválasztása. A vastagon kihúzott vonal a kiválasztott CO_2 mennyiségét mutatja különböző oxigénkoncentráció mellett (összehasonlítási alapul a levegőben mért gyorsaságot vesszük, és annak értékét egynek tekintjük). Az O_2-felvétel és a CO_2-kiválasztás görbéje mindaddig együtt halad, amíg az RQ = 1-gyel (7,5%-tól), de eltér attól (a rajzon vékony vonallal kihúzva), ahol az O_2-koncentráció kisebb (O-tól 7,5 %-ig). Az anaerob úton keletkezett CO_2 mennyiségét szaggatott vonal jelzi (*James* nyomán)

A CO_2 lassú felszaporodása a raktározó helyiségben gyenge széndioxid-narkózist vált ki, amely a légzést tovább csökkenti. A raktározó hely oxigén- és széndioxid-tartalmának kombinálásával kapcsolatos gyümölcsraktározás gyakorlati jelentősége igen nagy. Magasabb széndioxid-tartalom esetén mind a parazita gombák és baktériumok fejlődése, mind a gyümölcsök öregedésének és bomlásának folyamata lelassul. Ennek eredményeképpen tárolhatóságuk jelentősen növekszik.

A raktározott gyümölcsökre tehát jótékony hatással van, ha alacsony oxigéntartalom mellett emeljük a levegő széndioxid-tartalmát. Általában a széndioxid 5–10%-os parciális nyomása esetén a légzés intenzitása csökken. E tendencia alól azonban a citrom kivétel. A citrom esetében ugyanis 10% széndioxid (10–21% oxigénnel kombinálva) az oxigén abszorpcióját kissé stimulálja. Ennek megvizsgálása céljából a citromot rövid időre olyan atmoszférába helyezték, amely radioaktív széndioxidot tartalmazott. Ötperces exponálás után a széndioxidot gyorsan kiűzték az edényből, majd a citrom héját leválasztották, és egy keverőben 70%-os alkoholba helyezték. Az extraktumot zsírtartalmától megszabadították, majd kromatográfiával analizálták. Azt tapasztalták, hogy az almasav, a citromsav és az aszparaginsav gyorsan jelzettek lettek. Ebből arra következtettek, hogy az első radioaktív produktum – a meglehetősen labilis és nehezen azonosítható oxálecetsav – az alábbi séma szerint alakul tovább:

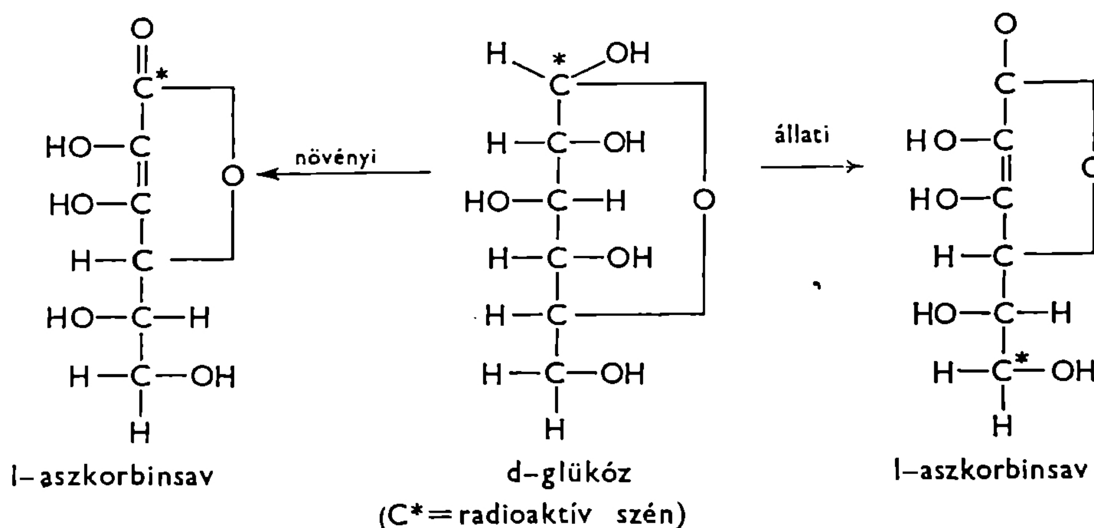


Ez a megfigyelés alátámasztotta azt a hipotézist, hogy az oxigén-abszorpció értékének emelkedése a citromban – a széndioxid relatívan magas parciális nyomása mellett – e savak keletkezésével kapcsolatos.

A gyümölcsérés szabályozásában az *etilén* is fontos szerepet játszik. Ennek a gáznak parányi, már 1 ppm. mennyisége* is indukálja az érést és sietteti a klimakterikus légzés emelkedését. De mint érdekességet meg kell említeni, hogy a klimakterikus és nem-klimakterikus típusú termések az etilén kezelésre adott válaszukban különböznek. A klimakterikus csoportban az etilén csak akkor hatásos, ha a klimaktériumot megelőző (preklimakterikus) fázisban alkalmazzuk. Hatására a respirációs görbe alakja nem változik, csak az időtengely tolódik el. A nem-klimakterikus típusban a légzés tetszés szerinti időpontban stimulálható a raktározás egész folyamán. Ha több etilént adunk a levegőhöz – a stimuláció kifejezettebbé válik. Hasonló hatása van a *Pennicillium digitatum* és *Alternaria citri* gombák kipárolgó anyagainak is. Amióta az etilént mint bizonyos termések és gombák illóanyagainak alkotó elemét megismerték, ez a hidrokarbon vegyület mint az érés esetleges „hormona" az érdeklődés középpontjába került.

A GYÜMÖLCSÉRÉS KÍSÉRŐ JELENSÉGEI

A termésérés jellemző kísérő jelensége a különböző *pigmentek* képződése is. A legtöbb vörös pigment, amely a termések színét okozza, *antocianin.* Régen ismert dolog, hogy az almatermésekben napfényen sokkal több vörös pigment képződik, mint sötétben. *Siegelman* és *Hendrichs* a fény szükségességét laboratóriumi kísérletekkel igazolták. Almahéjszeleteket cukoroldatba süllyesztve fény hatásának tettek ki, majd a spektrum széles területét használva megállapították, hogy az anticianinok képződésének maximuma 6200 és 6900 Å között van. A hatásspektrum alapján úgy vélik, hogy ez a fotoreceptor az acetilkoA-dehidrogenáz.



* ppm = pars pro million, vagyis literenként 1 mikroliter (1 mm^3) etilén

A gyümölcsérés további jellemző vonása az *aszkorbinsav bioszintézise.* D-glükóz-1-C^{14}-gyel végzett kísérletek megvilágították, hogy az érő szamócában az anyagcsere folyamán ez a cukor l-aszkorbinsavvá alakul, amely megtartja a glükóznak mind a 6 szénatomját, és a keletkezett aszkorbinsav-molekulában a lánc szekvenciája is ugyanaz, mint a kiindulási glükózban. Ezzel szemben az állati testben a d-glükóznak l-aszkorbinsavvá való alakulása a lánc szekvenciában változást idéz elő – az 537. oldalon közölt képlet szerint.

A növényekben az intermedier anyag – a köztes termék – ismeretlen. Amikor azonban az állati testben megvalósuló aszkorbinsav-szintézis köztes termékét, a jelzett d-glükuronsavat adagolták az érésben levő szamócába, akkor az inverzió itt is megvalósult. Következésképpen a növényekben az aszkorbinsav-szintézis, vagyis a C-vitamin képződése több úton is megvalósulhat. A C-vitamin fontos táplálkozási faktor az ember számára, de hogy a gyümölcsökben mi a szerepe, azt még nem tudjuk. Valószínű, hogy valamely alárendelt légzési láncban is szerepet játszik.

NÖVÉNYI INGERJELENSÉGEK ÉS MOZGÁSOK

Az élőlények egyik legjellemzőbb képessége a bizonyos energiaváltozásokat jelző ingerek felvétele a külvilágból és azok legfeltűnőbb ellenhatásaként a megfelelő mozgás, amely – az egyszerű mechanikai mozgástól eltérően – szembeszegülhet a környezet erőivel. A megdöntött fiatal gabona néhány óra alatt ismét felegyenesedik, míg az élettelen növényt a saját súlya fekve tartja. A szellőtől mozgatott kapaszkodó kacs sokszorosan körülfogja a megérintett támasztékot, amint ez a tökféléken jól megfigyelhető. Egy drótdarab ellenkező irányban görbülne az enyhe ütközések hajlító erejétől. A harmatfű *(Drosera)* rovarfogó tentákulumai annál erősebben nyomják mirigyes fejüket a rovar testéhez, minél hevesebben igyekszik az szabadulni. Különböző módokon a növények is érzékelik tehát a környezetükben végbemenő változások egy részét, különösen azokat, amelyek életműködésükre kedvező vagy kedvezőtlen ingerként hatnak. A természetes kiválogatódás következménye ez az érzékenység: a környezet hatásait kivédeni vagy hasznosítani nem tudó egyedek kipusztulnak.

Az élet fejlődéstörténete folyamán kialakult növényi ingerfelvétel képessége merőben más jellegű, mint a jól meghatározott érzékszervekkel rendelkező állatoké. A növénynek nincsenek idegei, és természetesen központi idegrendszere sem. A külvilágból felvett „jelek" nem kelthetnek az állatokéhoz hasonló ingerületeket, pszichikai hatásokat, jó vagy rossz érzeteket, fájdalmat a növényben. Fölösleges is lenne, hiszen a helyhez rögzített növény úgysem menekülhet „támadójától"; a fájdalomérzet csak az állatország egyes képviselőinek a sajátossága.

A helyhez kötött növények lassú vagy gyors mozgásjelenségei is egészen mások, mint az izmokkal történő állati mozgás. A lassú növényi mozgások általában féloldalas növekedés okozta görbülések, amilyen többek közt a fényre görbülés *(fototropizmus)* közismert jelensége. Az oldalról megvilágított növényben eltolódik a növekedést szabályozó auxin megoszlása az árnyékos oldal felé, az tehát gyorsabban nő, mint a világos oldal. Hasonló dolog történik a Föld vonzóereje által irányított *geotropizmus* esetében is, midőn a vízszintesre fektetett növény gyökere lefelé, szára fölfelé görbül (pozitív és negatív geotropizmus). Ilyenkor az alsó oldalra halmozódó auxin a szárat felgörbülésre készteti. A gyökér sejtjei azonban érzékenyebbek, mint a szár sejtjei és az auxin-többlet már gátolja a növekedést a földre néző oldal mentén, ezért a túloldal növekedése túlszárnyalja ezt, tehát a gyökér lefelé görbül.

Sokféle irányított tropizmus segítségével találja meg a gyökér a talajban a nedvességet *(hidrotropizmus)*, a tápláló sókat *(kemotropizmus)*, a levegős helyeket *(aerotropizmus)*, vagy a házfalakra felfuttatott tapadókorongos vadszőlő a támasztékot *(tigmotropizmus)*. Ezekre az órákig eltartó, lassú görbüléses mozgásokra minden magasabbrendű növény képes; így találja meg a legkedvezőbb helyzetet az adott viszonyok között.

Az inger irányától függő és rendszerint lassú tropizmusokon kívül sok növényen viszonylag gyors mozgásokat is észlelhetünk. Ezek általában nem igazodnak az inger irányához, hanem a szerv belső szerkezete szabja meg a mozgás pályáját. *Nasztia* a tudományos neve az ilyen típusú mozgásnak. Például a megrázott mimóza összecsukódása *(szeizmonasztia)* az egyik legismertebb nasztiás mozgás. Más jellegű belső ingerület és belső változás hozza létre, mint a növekedéses tropizmusokat. Az ingerelt mimóza levélcsuklójának alsó részében hirtelen csökken a sejtek feszessége *(turgor)*, mert víz áramlik ki belőlük. A csukló meglankadása miatt lehajlik a levél. *Pfeffer* szerint 2–3 atmoszférával zuhan a belső nyomás (turgor nyomás) a levélcsukló alsó oldalán a túloldali sejtekhez képest. Hasonló történik a sóskaborbolya *(Berberis)* porzójával. Ha hajszállal vagy tűvel érintjük a porzószál tövét, gyors kalapácsütéssel a bibe felé sújt. Az érintési ingert rendszerint rovar okozza, amelynek testére így virágpor szóródik, és a megporzás közvetítője lesz más *Berberis* példányok között.

A kis „szerkezet" az élőlényeket formáló fejlődés-kiválogatódás-alkalmazkodás egyik érdekes eredménye. Egyébként a turgor nyomás csökkenése révén viszonylag egyszerűen működik; a porzó tövének belső oldala hirtelen vizet veszít, mert az érintés megzavarja a sejtek élő protoplazmájának finom és nagyon érzékeny állagát. A protoplazma mint vékony hártya borítja a sejtfalak belső oldalát, tehát egy tömlőt alkot, amely folyadékkal telt sejtüreget (vakuólumot) zár körül. Ha mechanikai hatás éri, a megzavart rész kevésbé jól tartja vissza a tömlőben levő folyadékot, amely a turgor nyomás következtében kiszivárog a sejtek közötti (intercelluláris) járatokba. A turgor nyomás itt ugrásszerűen csökken, s a túloldal zavartalan turgor nyomása megbillenti a porzót. Egyoldalú turgorcsökkenés érvényesül a Vénusz légycsapója *(Dionaea)* levéllemezének gyors csukódásában is, midőn a két karéj mint becsapódó könyv, hirtelen egymás felé hajlik. Ezt a jelenséget vizsgálták először tudományosan a növényi ingerjelenségek és mozgások köréből. A napjainkban is megjelenő „Curtis Botanical Magazin" 1804-beli, XX. kötetében Edwards *Sydenhamm* leírta azokat az érzősertéket, amelyek az érintési ingert felvéve, a levél mozgását kiváltják.

A működés alapelve ugyancsak turgor-csökkenés a búzavirág *(Centaurea)* portokcsövének összehúzódásakor; de nem egyoldalon veszít vizet a körben sorakozó öt porzószál, hanem általánosan. Amikor a virágzatban szipókájával keresgélő rovar megérinti a porzószálak érzékeny szőrképleteit, akkor a porzószálak hirtelen megrövidülnek és a középen álló bibe körül lehúzzák az összenőtt portokokból álló csövet, amelyből kitolódik a felhalmozott virágpor.

A növényi mozgások tehát teljességgel más belső mechanizmussal – növekedés vagy turgor-változás útján – történnek, nem úgy, mint az izmokkal rendelkező állat mozgásai. Jóllehet a növénynek sem idegrendszere, sem izmai nincsenek, mégis felfedezhetünk valami közös vonást az állatok és a növények ingerélettanában. Ingerléskor nemcsak az állati idegpályán fut végig elektromos működési (akciós) áram, hanem az élő növényi szövetekben is. *Bünning* szerint az ingerelt ponton kb. tizedmásodpercnyi lappangási idő *(latencia)* után negatív elektromos töltés jelentkezik, amely egy-két másodperc alatt megközelítheti a 100 millivolt értéket, majd 5–10 másodperc múlva ismét helyreáll a „nyugalmi potenciál". Az ilyen hullámjelenségek természete a terjedés, mivel a megzavart egyensúly helyreállása a szomszédos pontokon kelt újabb eltolódást. Az előbbi elektromos töltés 5–15 milliméteres másodpercenkénti sebességgel odébb vándorol. Így keletkezik a működési áram, amely az eredeti inger erősségétől függően, rövidebb-hosszabb távolság befutása után elenyészik. A jelenség tehát hasonló az állati idegpályákon végigfutó akciós áramhoz, csak sokkal lassúbb terjedésű, hiszen nincs külön kiképzett pályája, hanem valószínűleg a háncssejtek mentén vándorol az elektromos töltés-hullám, miként azt *Gorcsakov* feltételezi.

Olyan növényeken is észleltek akciós áramot, amelyek gyors mozgásokra nem képesek, pl. nem alakult ki rajtuk levélcsukló vagy más berendezés a mozgás végrehajtására. Az akciós áram természetesen magát az ingerületet is tovább juttatja a növényben. Mivel elektromos töltés-változást okoz, amerre elvonul, ennél fogva az élő protoplazma elektromos egyensúlyát, s azzal finomszerkezetét is megbolygatja és növeli áteresztését. Így magyarázható, hogy a megérintett mimóza levélcsuklója az ingerület odajutásakor lehajlik, hasonló átmeneti belső változások folytán, mint amiről már szó volt. Bizonyítani is lehet, hogy az ingerelt levélcsukló sejtjeiből víz szivárog át a sejtközötti járatokba, mert ha a mimóza levélnyelét átvágjuk, ingerléskor folyadékcsepp jelentkezik a vágásfelületen. Bizonyos „refrakter periódus" elteltével az ingerelhetőség újra helyreáll, miközben az előbbi folyadékcsepp felszívódik és visszajut a sejtekbe. Az ingerlés alatt kipréselődött folyadékban oldott anyagokat is ki lehet mutatni annak jeléül, hogy a protoplazmatömlő csakugyan áteresztőbbé vált, hiszen nem csupán vizet, hanem oldott molekulákat is kibocsátott a sejtekből. A refrakter periódus alatt helyreáll a protoplazma eredeti állapota, feltéve, hogy semmi sem akadályozza az anyagcserét. Éteres légkörben például nehezen vagy egyáltalán nem áll helyre az érzékenység.

Az elektromos ingerület mellett kémiai úton való továbbítást is kimutatták a növényekben *(Fitting, Soltys, Umrath, Hesse)*. Kettévágott mimóza felső és alsó darabját vízzel telt üvegcsővel összekapcsolva azt tapasztaljuk, hogy az ingerület az átvágott részeket összekötő vízoszlopon is átjut, csak sokkal lassabban, mint a sértetlen helyeken. A vízben ilyenkor egy 300–450 molekulasúlyú szerves vegyület mutatható ki, amely nagy hatással van a gyors mozgásra képes növényekre. Ez a kémiai ingerületi anyag egyesek szerint telítetlen alkohol jellegű, és valószínűleg az ingerlés folyamán jön létre bizonyos előanyagokból.

A növényi ingerjelenségek és mozgások természetszerűen eltérnek az állatokétól még olyan esetben is, amikor a mozgás gyors és az érzékenység is nagyfokú (mimóza, Vénusz légycsapója, stb.), hiszen eltérő a belső felépítés. Azt azonban leszögezhetjük, hogy az ingerlékenység az állati és növényi szervezet közös tulajdonsága, hiszen az élő protoplazma egyik legjellegzetesebb sajátsága. Ennek révén létesül az a különleges kapcsolat, amely az élő testeket a külvilággal úgy hangolja össze, hogy a környezetnek elsősorban nem a pusztító, hanem a fenntartó hatása érvényesül mindaddig, amíg az anyagcsere működik.

Sokszor az elhalt növényi részek is képesek fizikai mozgásokra, különösen a termések és spórák elterjesztésével kapcsolatban (gólyaorr, gémorr, árvalányhaj, jerikói rózsa, haraszt-sporangium stb.). Az ilyen *elhalás utáni („posztmortális") mozgás*okat rendszerint a száradás és nedvesedés, valamint kohéziós erők működtetik. A fúró, hajító és másféle mozgásra képes növényi képződmény természetesen ilyen esetben is az élet és a kiválogatódás-alkalmazkodás terméke.

Az eddigiekben csupán a helyhez kötött növények helyzetváltoztató mozgásával foglalkoztunk, amelyek típusai közül különösen a tropizmusok és a nasztiák, vagyis az irányított és a nem irányított ingermozgások és azok változatai (kacsok és szárak tekerődzése, rovarfogó tentákulumok görbülése stb.) a legismertebbek.

Igazi helyváltoztatásra csak alsórendű növények képesek. Ezek többsejtűek is lehetnek, mint pl. az *Oscillatoria* nevű fonalas kékmoszat. Nevét onnan kapta, hogy ingadozó, oszcilláló mozgással kúszik előre az aljzaton, például a mikroszkóp megnedvesített tárgylemezén. Ha tust keverünk a vizébe, kiderül, hogy nyálkatermeléssel mozog. Az állandóan kiválasztott nyálkahüvely tolja előre. Ezt a feltapadó tus-szemecskék teszik láthatóvá. Ugyancsak nyálkatermeléssel mozog a kifli alakú egysejtű *Closterium*. Ez a típusú helyváltoztató mozgás nem rokon még a csiga mozgásával sem; a növényke nem csúszik a saját nyálkáján, hanem a kiválasztott nyálka mozgatja.

A parányi, csónak alakú kovamoszatok csúszó mozgását már az élő protoplazma esz-

közli. A középvonalban hosszanti barázda (raphe) fut végig az elkovásodott sejtfalon. Itt a protoplazma a pórusokon át ki-be áramlik, és hernyótalp módjára viszi a sejtet.

Ugyancsak a protoplazma végzi a nyálkagombák amöboid mozgását. A csupasz protoplazma felületi feszültsége egy-egy ponton csökken, ott az élő anyag kiáramlik – lebenyszerű állábat formálva –, majd a többi rész utána húzódik, és így változtatja a helyét.

Az ostoros és a csillangós egysejtű növények mozgásai nagyjából úgy történnek, mint az egysejtű állatoké. Finom rostocskák összehúzódása és elernyedése működteti e szervecskéket. Nagy szerepet visz ebben az adenozintrifoszfát (ATP) néven ismert energiaközvetítő anyag. E szervecskék finomszerkezeti felépítéséről az első részben (I. kötet 32. old.) szóltunk.

Az irányított helyváltoztató mozgások neve *taxis* (többes számban *taxia)*. Az ostoros euglena nevű egysejtű moszat például kitűnik azzal, hogy gyors úszással az akvárium megvilágított falára telepszik *(fototaxis)*; a harasztok egysejtű csillangós ivarsejtjeit almasav vezeti a mozdulatlan petesejthez *(kemotaxis)*. A zseblámpaelem árama is helyváltoztatásra ingerel *(galvanotaxis)*.

A taxia jelenségeiben nagyon közel kerül egymáshoz a növény- és állatország; határai érintkeznek, sőt itt-ott egybefolynak – igazolva a tudománynak azt a felfogását, hogy az élőlényeket messzire ágazó rokonság fűzi egybe a földtörténet és az élet fejlődésének régmúltban kezdődő és a jelen formáin át a jövő még ismeretlen alakulásai felé tartó útján.

HARMADIK RÉSZ

A NÖVÉNYEK VÉDEKEZŐ BERENDEZKEDÉSE

ÍRTA:

POZSÁR BÉLA

nek részleges és teljes elhalása – *nekrózisa* – miatt viszont a baktériumok száma és fertőzőképessége is csökken. A vírusfertőzésekre jellemző hiperszenzitív reakcióban ugyancsak a szöveti elhalás szab határt a fertőző kórokozó tovaterjedésének. Vírusfertőzés esetén szintén a fertőzési helyeken keresztül jut a kórokozó a szervezetbe. A fertőzési hely körül jellegzetes szöveti elhalás, barnás elszíneződés keletkezik. A szöveten a helyi elhalás foltjában a *lokális lézió*ban – ki lehet mutatni vírusszaporodást, amelyek fertőző képességüket is megtartják, de az elhalási folt (nekrózis) megakadályozza, teljesen lokalizálja a fertőzést s így a fertőzés tovaterjedését is.

A hiperszenzitív reakció-típus kórtani lefolyása sajátságos védekezési mechanizmus, de a folyamat lényegének és biokémiai részleteinek tanulmányozása még nagyon a kezdeti szakaszban tart. A reakció egyik típusos esetében az elhalási foltokban fokozódik a fenolok szintje a fenoltartalmú gazdanövényekben, mint pl. a dohányban. A fenoltartalom növekedését szorosan követi a fenol-, illetőleg a polifenol-oxidáció (*Gäumann*, 1946), aminek során kinonok halmozódnak fel. A kinonok a fenolokkal egyensúlyban állnak az egészséges szövetekben, ami a hiperszenzitív reakció során teljesen felbomlik. A feltűnően magas kinon-szintet a természetes redukáló anyagok (aszkorbinsav, glutation, cisztein stb.) viszonylag alacsonyabb, de természetes körülmények között kielégítő mennyiségű szintje a hiperszenzitív reakcióban nem képes visszaredukálni. A kinonok egy része is mérgező közvetlenül, másrészt úgy is anyagcsere-károsodást váltanak ki, hogy visszaredukálásukhoz elfogyasztják a sejtszerkezetek szabad szulfhidriljét (-SH), s ezen keresztül teljesen meggátolják számos szulfhidril hatócsoporttal működő enzim aktivitását. A fenol és kinon felhalmozódása, továbbá a fenol-oxidációs folyamatok nem tipikus felfokozódása, és végül a sejt redukáló anyag-szintjének afiziológiás csökkenése okozza tulajdonképpen a helyi elhalást.

A nagyon kevés fenolt tartalmazó gazdanövényeken – mint pl. a búzán – kissé eltérő ez a mechanizmus, és általában nem barna színűek az elhalási foltok sem, hanem rendszerint elszíntelenednek, noha ez sem általános érvényű. A búza esetében ugyancsak fokozódik a hiperszenzitív reakció alatt az elhalási foltokban a fenoltartalom, de ez viszonylag nagyon alacsony szinten marad. Nagyon érdekes, hogy a kórokozóval szemben ellenálló búzafajta levelében a hiperszenzitív lézióban sokkal intenzívebben és gyorsabban megy végbe a fenol felhalmozódása, mint a fogékony gazdaszervezetben. (*Király* és *Farkas*, 1962). Ezek a nagyon alacsony szintű fenoltartalmak azonban nem váltanak ki szöveti elhalást. Ezekben a gazda és élősködő kapcsolatokban a polifenol-oxidáz-rendszer helyett a peroxidáz enzimek aktivitásának a fokozódása figyelhető meg – *Hill* és *Hartree* (1953) kísérleti eredményei szerint. A polifenol-oxidáz-rendszert teljesen helyettesíti a peroxidáz.

Hogy ténylegesen a fenol-oxidáció termékei (közvetlenül és közvetve) váltják ki a hiperszenzitív elhalási foltot, azt rozsdafertőzött búzán *Király és Farkas* (1962), dohányon mozaikvírus-fertőzés következtében *Solymossy*, *Farkas* és *Király* (1959) mutatta ki. Redukáló anyagokat (aszkorbinsav, cisztein stb.) adtak a szövetekhez, s a helyi léziók képződése teljesen elmaradt és a kórokozó szabályosan tovább szaporodott. Ugyanezt a tényt bizonyítja az a körülmény is, hogy a feketerozsda-fertőzéssel szemben hiperszenzitív búzafajta levelében a fertőzés után csökken az aszkorbinsav szintje, míg a fogékony fajtában (normergiás reakció-típus) felhalmozódik, ami feltétlenül kedvező a kórokozókra nézve.

Nagyon lényeges a hiperszenzitív reakció kialakulása szempontjából az a körülmény, hogy a nagyon alacsony fenoltartalmú növények esetében a kórtani folyamatban csökken a redukáló anyag, ami azonos biokémiai effektivítású az abnormálisan felfokozódó fenolszinttel más hiperszenzitív karakterű gazda és élősködő kapcsolatában. A viszonylag magas kinon-szint visszaredukálásához a rendelkezésre álló nagyobb mennyiségű aszkorbinsav úgy fogy el, hogy a redukáló anyagok tartalma nem csökken a kritikus szint alá. Ugyan-

akkor, hogyha egy másik gazda – élősködő kapcsolatban a kórokozó a komplex anyagcserébe viszonylag nagyobb mennyiségű redukáló anyagot fogyaszt el, akkor viszonylag nagyon alacsony kinon-szint is kritikussá teheti a sejtszerkezetek működő redukáló csoportjait. Ezzel közvetlenül értelmezhető a hiperszenzitív reakciónak a polifenol-oxidáció fokozódásán alapuló mechanizmusa.

A redukáló anyagok szintjének szabályozódásán alapuló hiperszenzitív reakció kialakulásában valószínűleg a dehidrogenázok aktivitásának a fokozódása is fontos szerepet játszik. (A dehidrogenázok a szubsztrátum hidrogénjének aktiválásában és a hidrogén-ionoknak a végoxidáz-rendszerek felé való továbbításában működő enzimek, s a kiváltott redox-átalakulásokat kiemelkedően nagy szabadenergia csökkenés kíséri.) A redukáló anyagok szintjével együtt fokozódik a dehidrogenáz aktivitása a fogékony gazdaszervezetekben, ugyanakkor ez ellenálló komplexekben párhuzamosan csökken. A fentiekből önként adódik az a megfogalmazás, hogy a hiperszenzitív reakciókban a helyi elhalások tüneti kialakulásában *nem annyira a polifenol-oxidáció, illetőleg a peroxidáz-aktivitás játszik elsődlegesen fontos szerepet, hanem a redukáló anyagok relatív szintje*, illetőleg a bioenergetikai nézőpontból olyannyira lényeges dehidrogenáz-aktivitás fokozódása. A redox-rendszerek működése mellett a folyamatok megfordíthatóságának *(reverzibilitásának)* mértéke, illetőleg aránya is fontos, és nagyon valószínű, hogy éppen a redox-rendszerek megfordíthatatlansága *(irreverzibilitása)* a leglényegesebb mozzanat a hiperszenzitív elhalási foltok gyors kialakulásában.

A foltok mérete, kialakulásuk lappangási és realizálódási ideje általában jellemző a gazdaszervezet és a kórokozó kombinációjára. A helyi elhalási foltok méretét számos esetben fenol, illetőleg kinon adagolásával fokozni, redukáló anyagokkal pedig csökkenteni lehetett, amint azt fentebb is említettük. Figyelemre méltó, hogy metabolitokkal (anyagcsere-termékekkel: szőlőcukor, aminosavak), de szervetlen ammóniumnitrát adagolással is fokozódott a léziók mérete. Ezzel teljesen egybevág a kritikus hőmérsékleti kezeléseknek az elhalási folt méretét fokozó befolyása, miután a hőkezelés hatására is növekszik a túlélő szövetekben a metabolitok relatív mennyisége.

A hiperszenzitív reakció helyi elhalási foltjának a kialakulásában szerepet játszó redox-rendszerek biológiai jelentőségét bizonyítja a továbbiakban az a gyakorlatból ismert eredmény is, hogy a nagy adagú nitrogén műtrágyák hatására növekszik a redukáló anyagok szintje és a dehidrogenázok aktivitása. Ezzel szorosan összefügg, hogy ugyanakkor jellegzetesen csökken a genetikailag rögzített kórtani ellenállóság, illetőleg a hiperszenzitív reakció-típus. A viszonylag nagyobb szintű redukáló anyagtartalom a fertőzés hatására felfokozódó kinonok magasabb szintjét úgy tudja visszaredukálni, hogy közben a redukáló anyagok mennyisége nem csökken a kritikus szint alá.

A redukáló anyagok szintje mellett jellegzetesen csökken a nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát-oxidáz (NADP-oxidáz), a glutation-reduktáz, és a dehidroaszkorbinsav-reduktáz aktivitása a rozsdafertőzött búzalevelekben – az egészségesekhez viszonyítva. Az enzimek működésképtelensége közvetve ugyancsak együtthat a redukáló anyagok mennyiségi gyarapodásával a fogékony fajták esetében, ami lényegileg a hiperszenzitív reakció ellen hat.

A hiperszenzitív reakció biokémiai mechanizmusának redox-elméletét más oldalról is sikerült közvetlenül bizonyítani. Mesterséges rezisztenciát lehetett kiváltani blaszticidin-S-sel a búza feketerozsda-fertőzésével szemben. A blaszticidin-S antibiotikumot japán kutatók izolálták, és számos publikációban ismertetett adatok szerint igen alkalmasnak bizonyult a rizs pirikuláris fertőzésével, továbbá a dohány mozaikvírus-fertőzésével szemben is a helyi léziós gazdanövény-kombinációban. Feketerozsda-fertőzéssel szemben fogékony és ellenálló búzafajtákat hosszú időtartamú (egyhetes) blaszticidin-S kezelés után fertőzve azt tapasztaltuk, hogy a blaszticidin-S mesterséges rezisztenciát vált ki, azon-

ban relatívan fokozza a kórtani ellenálló képességet. A fogékony fajták ellenálló képességét a kezeletlenekhez képest fokozza, azonban nem teszi teljesen ellenállókká őket. Az antibiotikumos előkezelés miatt közvetlenül a fertőzések után fokozódik a fogékony fajtákban a redukáló anyagok szintje, míg az ellenállókban a fertőzést követő állapotban ugyanakkor csökken. A természetes kórtani rezisztencia mechanizmusával teljesen megegyezőleg hat a blaszticidin-S-sel mesterségesen kiváltott rezisztencia. A kritikus redox-kapacitás szűk időtartama (intervallum) közvetlenül szabályozó mechanizmusként szerepel a kórélettani szempontból olyan nagy jelentőségű hiperszenzitív reakcióban, ami a kizárólagos (obligát) paraziták szaporodását hatékonyan és jelentős mértékben meggátolja.

A fenol-kinon-szint közvetlenül is befolyást gyakorol a hiperszenzitív típusú helyi elhalási foltok kialakulásában, nemcsak a redukáló anyagok szintjének közvetett szabályozásán keresztül. *Rubin* és munkatársai (1947, 1952) a burgonyában és a gyapotban mutatták ki, hogy a betegséggel szemben ellenálló fajtákban következetesen nagyobb a polifenol-tartalom, és ennek következtében a fertőzés hatására viszonylag növekszik a polifenol-oxidáz aktivitása. A felhalmozódó fenol-kinon vegyületek viszont közvetlenül gátolják az –SH hatócsoportú enzimek aktivitását, *Hoffmann–Ostenhoff* (1947) adatai szerint. A papain mint proteolitikus aktivitású növényi enzim a kinon adagolásra teljesen elveszíti ferment funkcióját.

Uritani és munkatársa (1955) kísérletileg bizonyította, hogy az édesburgonya szöveteiben fertőzés hatására a klorogénsav oxidatív úton képződött származéka kiemelkedően nagy gátló *(inhibitor)* aktivitással kapcsolja le az oxidatív foszforilálást az oxidatív sejtlégzésről, ami bioenergetikai szempontból az egyik legnagyobb hatékonyságú gátlási mód. Az oxidatív sejtlégzés folyamatában kémiailag kötött energia szabadul fel (a biológiai rendszer szabadenergiája csökken), és a felszabaduló energia mint kémiai energia csak kötésbe (kémiai kötésbe) épülve marad meg a szervezetben, különben hővé alakul át, ami a szervezet számára elvész. Ha az oxidatív foszforilálás szorosan kapcsolódik az oxidatív sejtlégzéshez, akkor a kémiai energia kötési energiába épül (mégpedig nagy energiájú foszforil kötésekbe), míg ha az oxidatív foszforilálás lekapcsolódik a sejtlégzés energiafelszabadító folyamatairól, akkor a kémiai energia elvész a rendszer számára. Ebben az értelemben, ha a klorogénsav nagy hatásfokkal alakul át mérgezővé, akkor a gazdaszervezetet bioenergetikai tekintetben nagyfokú károsodás éri. Ez egyik közvetlen előzménye lehet a gyors kialakulású helyi elhalásnak a hiperszenzitív reakció folyamatában. A fenoloxidáció biokémiai mechanizmusának a természetes kórtani reakcióban játszott közvetlen szerepét részletesen ismerteti összefoglaló tanulmányában *Király* és *Farkas* (1956).

A fenolok oxidációs termékei között *Ball* és munkatársai (1947) szerint előfordulnak olyan kinonok is, amelyek a sejtlégzés anaerób szakaszában az ún. Pasteur-féle reszintézist gátolják. A sejtlégzés során képződő alkohol szőlőcukorrá, illetőleg glukóz-6-foszfáttá való visszaalakulását gátolja meg a szóban forgó kinon. A folyamat ebben az esetben is megfordíthatatlanul egyirányúvá válik, ami a szöveti elhalás egyik tényezője lehet.

A növények leírt hiperszenzitív reakció-típusa annak ellenére, hogy nagy jelentőségű az obligát paraziták szaporodásának gátlásában, – csak lokalizálja a kórokozókat, s az elhalt fertőzési helyek a növény élete végéig változatlanul megmaradnak, gyógyulatlan formában. Az állati szervezetekben a védekezési mechanizmusok általában ugyancsak lokalizálódnak, de utána a szervezet teljesen regenerálódik – a károsított részek és anyagcsere-folyamatok teljes kiküszöbölésével. A növényi szervezetek néhány ismert esetben ugyancsak el tudják távolítani a képződött szerkezeti károsodást, azonban ez nagyon kisszámú és nem olyan tipikus eset, mint amilyen a gyógyulatlanul maradt helyi elhalás.

A GAZDANÖVÉNY ÉS PARAZITÁJÁNAK ANYAGCSEREKAPCSOLATA

A kórokozóval fertőzött növényi szövetben a gazdaszervezettel szorosan összefonódik az élősködő – egyetlen közös anyagcserekomplexumban. Emiatt az utóbbi időben gazda-parazita anyagcsere-komplexről szokás beszélni. Indokolja ezt a meghatározást az a további tény is, hogy a növényi szervezetek számos kórokozója csak élő szervezeteken vagy azok belsejében képes élni, míg elhalt szervezeteken, azok szerves anyagaiból nem tudják életfolyamataikat fenntartani. Ma már szinte az összes obligát parazitának megoldották ugyan a kísérleti tenyésztését a szaporító szervek szabályos képzéséig, mégsem tekinthetők az obligát paraziták anyagcsere-élettani szempontból szaprofita mikroorganizmusoknak. Az utóbbi évek kutató munkája alapján vált ismeretessé, hogy a kórokozó jelenlétében, mintegy indukált hatásra változik meg a gazdanövény anyagcseréje, ami természetesen csak a gazda és a parazita komplexében tanulmányozható.

A gazdaszervezet és a kórokozója közötti kapcsolat kialakulásának genetikai alapját bizonyítottnak tekinthetjük abból a szempontból, hogy egy adott kultúrnövény fajta egy adott kórokozó rasszal, illetőleg típussal konkrét kórtani kapcsolatban áll, vagyis a fajta a szóban forgó kórokozóval szemben rezisztens vagy fogékony. Más szavakkal: valamely kultúrfajta ellenálló lehet pl. az A-rasszal szemben, ugyanakkor mérsékelten ellenálló a B, mérsékelten fogékony a C, fogékony a D, és ugyanakkor esetleg hiperszenzitív (túlérzékeny) az E-rasszal szemben stb. Általában rezisztencián a genetikai megalapozottságú ellenálló képességet szokás érteni, határozottan elkülönítve az ökológiai típusú, a külső feltételektől mennyiségileg kissé módosuló kórtani állapottól.

Miután a kórtani ellenálló képesség, illetőleg fogékonyság genetikailag meghatározottnak tekinthető az élettani specializáltság alapján, ezért a molekuláris biológia modern szemléletében nagyon valószínűnek kell tartani a kórélettani kapcsolathoz az anyagcsere-rokonságot, aminek elvi alapját a nukleinsav biztosítja. A kórélettani kapcsolat genetikai hipotézisét számos elmélet értelmezi, de a kapcsolat nukleinsav- és fehérje-anyagcseréjével jellemezhető kölcsönhatását még nem tekinthetjük kísérletileg bizonyítottnak. Néhány szórványos irodalmi adat már ismeretes, hogy adott fajta kultúrnövény és a megfelelő kórokozó rassz közötti kapcsolatban feltehetően *szerepet játszik az immunbiológiailag kimutatott azonos fehérje-frakció*, de ennek elméleti jelentősége még megalapozatlan. Szokás affinitásnak (itt: fogékonyságnak) nevezni a gazdanövénynek azt a tulajdonságát, amely lehetővé teszi, hogy kapcsolatba kerülhessen valamely kórokozóval. Ennek a sajátságnak anyagcsere vonatkozásai azonban mind ez ideig teljesen ismeretlenek maradtak.

A fertőzés előrehaladott állapotában a növényi szövetekben a sejtlégzés intenzitása – oxigénfogyasztásban kifejezve – 2–3-szorosára fokozódik. Ez a kiemelkedően nagy intenzitású sejtlégzés teljesen szokatlan mértékű az élő szervezetek körében. Ezt a gazda-parazita kapcsolatra jellemző légzést *parazitogén sejtlégzés*nek szokás nevezni. Az oxigén-

fogyasztás feltűnően magas foka miatt ténynek tekinthető a terminális oxidázok (citokróm-oxidáz, polifenol-oxidáz, aszkorbinsav-oxidáz, flavin-oxidáz) működésének a fokozódása. Általában a polifenol-oxidáció intenzitása fokozódik a fertőzés hatására, de csak azokban a kultúrnövényekben, amelyekben a polifenol-tartalom nagyon magas. Azokban a szövetekben, amelyekben alacsony a fenol-szint, természetesen a parazitogén légzést nem tekinthetjük a polifenol-oxidáz megnövekedett aktivitása következményének. Ilyen esetekben, mint pl. a búzalevelekben is a peroxidáz aktivitása fokozódik. Szükségképpen módosulnak a sejtlégzési utak valamely enzim-rendszer működésének csökkenése vagy teljes gátlása esetén. Ugyanakkor azonban a sejtlégzés másik enzimes útra tevődik át. Például a kataláz aktivitásának a fertőzés idején való csökkenésével párhuzamosan fokozódik a peroxidáz aktivitása. Vagy pl. *Rubin* és munkatársainak (1955) eredményei szerint inaktiválódnak a fémtartalmú terminális oxidázok – a káposzta és a *Bothrytis* kórtani kapcsolatában –, amikoris a flavin-enzim veszi át azok biokémiai szerepét. Kísérletileg igazolták, hogy a 2,4-dinitrofenol hatására az egészséges szövetek sejtlégzésének intenzitása csaknem olyan nagy mértékben fokozódik, mint a fertőzés befolyására. Kísérletekből az is ismeretes továbbá, hogy a 2,4-dinitrofenol az oxidatív sejtlégzésről kapcsolja le az oxidatív foszforilálást. Ilyen értelemben valószínűsíthető, hogy a fertőzés során keletkezett toxinok, mérgek is hasonló biokémiai hatást váltanak ki. Ezt a feltételezést az is alátámasztja, hogy a fertőzött szövetekhez adagolt 2,4-dinitrofenol a sejtlégzés intenzitásának már semmiféle fokozódását nem váltja ki, miután a parazitogén légzés kiváltásáért felelőssé tehető faktor vagy faktorok ezt az anyagcsere-élettani hatást már kiváltották és a kapacitást is teljesen kimerítették.

A *Rubin* és munkatársai által leírt terminális oxidáz-változással megegyezőnek tekinthető a *Lundegårdh* (1954) által bizonyított peroxidáz típusú terminális oxidáció, ami jellemző a polifenol-mentes parazitogén sejtlégzésre. Farkas (1965) összefoglaló tanulmányában ismerteti, hogy a gabonafélék obligát parazitákkal való fertőződésének hatására a sejtlégzési folyamat a pentózfoszfát-ciklus felé tolódik. Azért nagy jelentőségű ez a megállapítás, mert ebből az következik, hogy a pentózfoszfát-ciklus köztes termékei alakulnak át fenol vegyületekké. Viszont nemcsak a sejtlégzés bevezető folyamatai alakulnak át a fertőzés alatt, hanem a végoxidáció mechanizmusa is jelentékeny módosulást szenved, amennyiben a citokróm-oxidáz és az aszkorbinsav-oxidáz-rendszerek aktivizálódnak.

A fertőzések kezdeti szakaszában nagyon valószínű, hogy fokozódnak a bioszintézisek a fertőzés helyein, illetőleg a fertőzött helyeket körülvevő egészséges szövetekben. A sejtlégzés intenzításának fokozódása mellett a fotoszintézis is megélénkül, mégpedig nemcsak a látszólagos, hanem a tényleges is. A fertőzött szövetekben mindenképpen kimutatható a szárazanyag felhalmozódásának a mértéke. Ez utóbbi két folyamat végeredménye lehet: egyrészről a fertőzött szövetekben a sejtszerkezeti roncsolódás ellenére is fokozódik a fotoszintézis; másrészről a fertőzött részek felé intenzív szerves anyag-transzport indul, feltehetően valamely hormonszerű vegyület (citokinin) közvetlen befolyására.

A fertőzési folyamatok egyik nagyon lényeges sajátságának tekinthetjük a nitrogén-anyagcsere módosulását. *Király* (1962) kísérleti adatai szerint a fertőzések közvetlen hatására fokozódik a szövetekben a szabad ammóniatartalom. Az ellenálló gazda-parazita kombinációban az ammónia felhalmozódása nagyon minimális, vagy nem is mutatható ki eltérés a nem fertőzött kontrollhoz képest. Ugyanakkor a fogékony kombinációkban a fertőzés következtében jelentősen nagy az ammónia felhalmozódása. Miután ezzel egyidejűleg az amidtartalom is fokozódik (glutamin, aszparagin), nagyon valószínű a dezaminálódás intenzitásának a fokozódása is. S mivel a fertőzött szövetekben nagyon intenzív az oxidáció, fel lehet tételezni, hogy az oxidatív dezaminálódás intenzitása fokozódik. Ebben a folyamatban a szabad alfa-aminosavak ammóniává és oxigén felvételével kapcsolatosan alfa-ketosavakká alakulnak át. Ez egyrészt indokolja az ammónia felhalmozódását, más-

részt a feleslegben levő ammónia a glutaminsav és az aszparaginsav további aminálását teszi lehetővé, s ennek során keletkezik az aszparagin és a glutamin mint amino csoportokat tároló vegyület.

A fehérjetartalom általában növekszik a fertőzési folyamatok első fázisában – a spóraképzési szakasz kezdetéig nyilvánvalóan. Valószínűleg az intenzív spóratermelés szakaszában a legnagyobb szintű a szárazanyagra vonatkoztatott fehérjetartalom. Ismerünk adatokat – mind az obligát, mind pedig a fakultatív paraziták esetében – a fertőzést követő fehérje-felhalmozódásról. Ma még nem sokat tudunk arról, hogy a fehérje-szint növekedésével közvetlenül csak a kórokozó fehérjetartalma növekszik-e, vagy pedig olyan fehérjék, illetőleg fehérje-frakciók is keletkeznek, amelyek nem fordulnak elő sem a gazda szervezetében, sem pedig a kórokozókban. *Uritani* és *Stahman* (1961) kísérletileg bizonyította, hogy a fertőzött szövetekből eredő indukció hatására az azokat körülvevő egészséges szövetekben *olyan fehérje-frakciók jelennek meg, amelyek eredetileg nem fordultak elő sem a gazdaszervezetekben, sem a kórokozókban.* Ebben az esetben elektroforetikusan új sajátságú fehérjék indukált szintéziséről kell beszélni.

Az is bebizonyosodott, hogy a szétválasztott egyik fehérje-frakció peroxidáz aktivitással rendelkezik. Ezt az indukált fehérje- (enzim-) szintézist más gazda és kórokozó kapcsolatában is sikerült megerősíteni. Az indukált fehérje- (enzim-) szintézis többoldalú bizonyítása alapján japán szerzők a legutóbbi években funkcionális fehérjék szintéziséről beszélnek, mégpedig a mitochondrium frakcióinak jellegzetes gyarapodásával kapcsolatban. Az indukált szintézist így tulajdonképpen védekezési reakciónak tekintik.

Az obligát parazitákban észlelt intenzívebb fehérje-szintézist kétségtelenül a ribonukleinsav szintézisének élénkülésére kell visszavezetni – a *Watson-Crick*-elmélet szerint. A kérdés egyrészt az, hogy a gazdaszervezet által szintetizált ribonukleinsavat, illetőleg prekurzorokat (elő-vegyületeket) használ-e fel a kórokozó, vagy pedig a gazdaszervezet olyan hormonszerű aktivitással rendelkező vegyületeket (citokinineket) szintetizál, amelyek serkentik a kórokozó nukleinsav- és fehérje-szintézisét; másrészt indulhat-e ki indukció a kórokozó felől? *Miller* (1967) kísérleti eredményei alapján azonban arra kell gondolni, hogy a gomba is rendelkezik viszonylag nagyobb citokinin-szintetizáló aktivitással, s feltehetőleg ennek következtében fokozódik a gombában a nukleinsav- és a fehérje-szintézis. A fertőzött szövetekből azután a citokinin valószínűleg kidiffundál, s a gazdaszervezet egészséges szöveteiben is kiváltja a nukleinsav- és a fehérje-szintézis intenzitásának a növekedését. A gomba által termelt *zeatin* – mint az izolált és szerkezetileg is azonosított első természetes purin típusú citokinin – serkenti a ribonukleinsav szintézisének az intenzitását, s közvetve a fehérje bioszintézisét. Ma azonban még egyáltalán nem tudjuk, hogy a serkentés milyen mechanizmuson keresztül érvényesül, s hogy az esetleges citokinin-aktivitásban érvényesül(het)-e a fentebb ismertetett indukált fehérje- (enzim-) szintézis?

Braun (1959) szerint biztosra vehető a tumorok esetében, hogy a baktériumok által kiváltott hatás serkenti az auxin-szintézist. Nagyon valószínű, hogy az obligát paraziták általánosságban befolyást gyakorolnak a növekedést szabályozó hormonok szintjére, illetőleg arányára, amit más fejezetben részletesebben tárgyalunk. Ugyanakkor más kórokozó és gazdanövény esetében a kultúrnövénynek szintetikus auxinnal való kezelése fokozza a kórtani ellenállóképességet.

Általánosságban arra kell következtetni – különösen az obligát paraziták fertőzési folyamatai esetében –, hogy a kórokozó által termelt növekedési hormonok mint szabályozó faktorok befolyásolják a gazdaszervezetek túlélési folyamatait, s nemritkán serkentik a bioszintézisek intenzitását, illetőleg a szerves anyagok felhalmozódását. Ezen keresztül közvetlenül vagy közvetve gátolják az öregedést, és zöld szigeteket alakítanak ki a fertőzési helyek körül. A zöld sziget képződése jellegzetes példája a fertőzések hatására indukált öregedés *(szeneszcencia)* gátlásának. Az a kérdés egyelőre még megválaszolatlanul marad,

hogy a nukleinsav-szintézist befolyásoló hormonok szintézisében kizárólagosan a kórokozó szervezetek vesznek-e részt, avagy a gazdaszervezeteket is hormon-szintézisre serkentik?

A gazdanövény és kórokozójának anyagcsere-kapcsolata a gyakorlati növényvédelem nézőpontjából is felvet értékes lehetőségeket. A rezisztencia biokémiai és fiziológiai jellemvonásainak a felismerése közvetlenül teszteket nyújt a rezisztenciára nemesítő kutatónak az elit és a szuper-elit törzsek további kórtani, illetőleg kórélettani szelektálásához. Az elvi kérdések felismerése mellett az oki összefüggések tisztázása határozott segítséget ad a növények védekező reakcióinak fokozásához, éppen a kémiai szerek alkalmazása területén. A nukleinsav-szintézis intenzitásának szintetikus purin típusú és attól eltérő kémiai szerkezetű vegyületekkel való befolyásolása pedig a vírusfertőzéssel szembeni ellenálló képesség – mint indukált rezisztencia – lehetőségét jelentheti. A jelenségek részleteinek biokémiai tanulmányozása éppen a kompatibilitás–inkompatibilitás biológiai fogalmainak nyújt konkrétabb és reálisabb, biokémiai megalapozottságú értelmet.

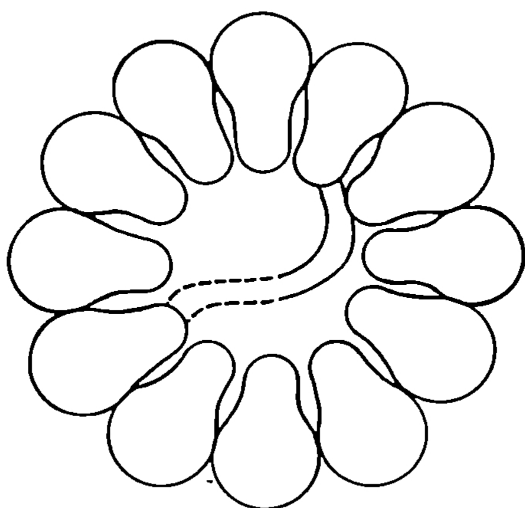
NÖVÉNYI VÍRUSOK

A növényi vírusok által okozott tüneteket és a fertőzési folyamatok alapvető jellemzését *Mayer* írta le először (1886). A dohány mozaikbetegségének nevezett kórformáról kimutatta, hogy a beteg növény leveléből készített kivonat átszűrése után is fertőző maradt. Számos azonosított baktériummal végzett fertőzés viszont nem váltott ki hasonló jellegű tüneteket. A mozaikbetegséget tehát nem sikerült baktériumfertőzéssel kiváltani, sem a homogenizátumból nem lehetett baktériumokat kitenyészteni. Ennek ellenére a szerző feltételezte a növényi kórforma baktériumos eredetét. Néhány évvel később *Ivanovszkij* (1892) kísérletileg bizonyította, hogy a dohány mozaikbetegségét okozó fertőző anyag még Chamberlain-féle baktériumszűrőn való átszűrés után is megtartja fertőzőképességét. Kísérleti eredményeinek végső következtetéseképpen arra a megállapításra jut, hogy a mozaikbetegség tüneteit vagy a baktériumoknál lényegesen kisebb méretű mikroorganizmusok, vagy azok toxinjai okozzák. *Beijerinck* (1898) később megállapította, hogy a mozaikbetegség kórokozója csak élő szövetekben szaporodik, míg elhaltakban nem, azonban fertőző készségét megtartja. *Beijerinck* klasszikus kísérletében azt is bizonyította, hogy a mozaikbetegség kórokozója jól diffundál agar-agar gélen, és fertőzőképességét is változatlanul megtartja. De minden igyekezete ellenére sem sikerült neki a kórokozót kitenyésztenie a korábban szokásos mikrobiológiai módszerekkel.

A vírus kifejezést *Pasteur* használta először, ami eredeti latin értelmében mérget jelent. Később az autokatalitikus módon szaporodó toxinokra vonatkoztatták a vírus kifejezést, majd végül az elnevezés – megmaradva jelentésében – megváltozott fogalommá vált.

Nagy lépést jelentett a vírusok felépítésének és hatásmódjának megismerésében *Stanley* (1935) felfedezése, aki a dohánymozaik-vírussal fertőzött levelekből kristályos szerkezetű, ribonukleinsav-tartalmú fehérjét izolált, s ez fertőzőképességét az ismételt tisztítás és átkristályosítás után is megtartotta. Nem sokkal később a kristályosított vírus elektronmikroszkópos képe is elkészült. A méret alapján a dohánymozaik-vírus molekuláris szerkezete is bizonyítást nyert, majd összetevőinek arányai is ismeretessé váltak. A melléklet 87. képe alapján is közvetlenül szemlélhető a dohánymozaik-vírus méretaránya – az elektronmikroszkópos felvételen. A dohánymozaik vírusa pálca alakú, pontosabban henger alakú, melynek alapi átmérője 15 mμ, míg tengelyhossza 300 mμ.

A legutóbbi évek kísérletei alapján bebizonyosodott, hogy a növényi vírusok kivétel nélkül csak ribonukleinsavat tartalmaznak – a sajátságos szerkezetű fehérje komponens mellett. Az ultracentrifugálás alatti ülepedési konstansból megállapították a makromolekulák molekulasúlyát. A dohánymozaik-vírus molekulasúlya 40 millió, ebből a fehérje komponens 38 millió, míg a ribonukleinsav csupán 2 millió. A makromolekulák röntgendiffrakciós tanulmányozása alapján ki lehetett mutatni, hogy bennük a szerkezeti elemek szabályosan ismétlődnek. Az adatokból közvetlenül következtetni lehetett a szerkezeti



365. ábra. Középső elhelyezkedésű vírus-ribonukleinsav, amelyet fehérje-egységek vesznek körül

elemek molekuláris méreteire is. A vírusok molekuláris szerkezetének további tanulmányozására a makromolekulákat részlegesen emésztették enzim-preparátumokkal. A vírusok ilyen jellegű első szerkezeti tanulmányozása *Schramm*, *Schumacher* és *Zillig* (1955) nevéhez fűződik. A kristályosított dohánymozaik-vírus makromolekuláit tripszin, pepszin, majd kimotripszin segítségével részlegesen emésztették. Eközben a szerkezeti fehérjeelemek lebomlottak, és csak a ribonukleinsav-váz maradt vissza. A 88. kép szerint a nagy nagyítású vírus-makromolekulákon láthatók a szerkezeti elemek is. A központi fonalas elemeket külső burok határolja. Ez utóbbi burok szabályos szerkezetű alegységekből épült fel, amelyek monoton ismétlődése jól kivehető az elektronmikroszkópos képen. Az enzimes emésztések hatására éppen a burkoló alegységek bomlanak le, s szabaddá válik a központi elhelyezkedésű ribonukleinsav-molekula szerkezete. A fehérje részleges emésztése nyomán bizonyította *Schramm*, *Schumacher* és *Zillig*, hogy a ribonukleinsav komponens a vírus-makromolekula belső szerkezeti eleme, amit a 89. kép mutat. Az említett kutatók még azt is bizonyították, hogy a ribonukleinsav egyetlen láncot alkot a makromolekula belsejében. A dohánymozaik-vírus molekuláris szerkezetét a 365. ábra mutatja vázlatosan, keresztmetszetben. A ribonukleinsav központi elhelyezkedésű, folytonos láncainak hurkait a fehérje-alegységek sűrűn veszik körül, s egyidejűleg szaporodásában is inaktiválják. Az egyetlen ribonukleinsav-lánc körülbelül 6000 nukleotid-komponensből álló makromolekula. *Franklin*, *Casper* és *Klug* (1959) számításai szerint egy-egy ribonukleinsav-hurokban körülbelül 50 nukleotid helyezkedik el, és egy-egy fehérje-alegységre átlagosan 3 nukleotid jut. Ezekből az adatokból az következik, hogy a dohánymozaik vírusának makromolekulájában több mint 2000 fehérje-alegység helyezkedik el. Az alegységek térbeli illeszkedése jól kivehető a bemutatott elektronmikroszkópos (88.) képen. Ennél nagyobb nagyítású elektronmikroszkópos felvételeken a fehérje-alegységek konkrét alakja és geometriailag teljesen azonos mérete még szembetűnőbb. A 90. kép az adenovírus milliószoros nagyítású elektronmikroszkópos képét mutatja, a jobboldali modellhez hasonlítva. A fehérje-alegységek szabályos elrendeződése a ribonukleinsav-láncon a makromolekulának szabályos kristályos szerkezetet kölcsönöz.

A dohánymozaik-vírus szerkezete mellett annak sokszorozódási mechanizmusát is számos kutató vizsgálta. A vírus valamely seben keresztül behatolva a gazdasejtbe, ún. fertőzési helyekhez lokalizálódik, amint azt *Siegel* és *Zaitlin* (1964) összefoglaló tanulmányában ismertette. A fertőzési helyek száma valószínűleg feltűnően nagy, viszont ezzel szemben a vírusfertőzés után a vírus-makromolekulák szaporodásának megindulása aránytalanul kisebb számban figyelhető meg. Ez arra vezethető vissza, hogy a sejtbe jutott makromolekula nem adszorbeálódik, vagy szabályos adszorpció után inaktiválódik a fertőzött sejtben. Számos környezeti hatásra, így pl. hőkezelés után, jellegzetesen fokozódik a levelekben a fertőzési helyek száma, amint azt *Yarwood* 1958-ban kísérletileg kimutatta. *Markham* és *Smith* bizonyította először, hogy a növényi vírusok fertőzőképessége nem a fehérje-összetevőn, hanem a ribonukleinsav-láncon múlik. A fehérje burkától csaknem teljesen megfosztott vírus-ribonukleinsav vírus-szaporodást váltott ki, ugyanúgy, mint az ép vírus, csak sokkal hamarabb, amit ultracentrifugálással végzett frakcionálás-

sal közvetlenül bizonyítani lehetett. A legutóbbi évtizedben számos szerző megerősítette, hogy a fertőző képesség a csaknem teljesen fehérjementes vírus-ribonukleinsav izolátum esetében is megmarad, noha *Fraenkel-Conrat* (1956) eredményei szerint ez kissé csökken. Ugyancsak *Fraenkel-Conrat* és *Williams* (1955) egyesítette a két komponenst a korábbi szétválasztás után, miközben a fertőzőképesség mértéke is az eredeti szintre fokozódott. Ezek alapján bizonyítottnak tekinthetjük, hogy a növényi vírusok genetikai jellegét a makromolekulák ribonukleinsav komponense határozza meg. Ugyanakkor a fehérje-alegységek alkotta burok a kristályos szerkezet kialakítása mellett a vírus inaktív állapotát is sajátságos jelleggel szabályozza. A fehérje-alegységeknek a vírus szaporodását visszatartó szerepét részletesen tanulmányozta *Gierer* és *Schramm* (1956).

Az alábbiakban kissé részletesebben ismertetjük a dohánymozaik-vírus ribonukleinsav összetevőjének kémiai szerkezet-változással kapcsolatos mutációját, *Gierer* és *Mundry* (1958) kísérleteinek eredményei alapján. A szerzők a dohánymozaik-vírus ribonukleinsav komponensét 20 percig, 4,2 pH mellett 1 mol-os nátriumnitrittel kezelték, miközben a citozin amino csoportja dezaminálódott, s a pirimidin bázis uracillá alakult. Az alkalmazott, nagyon enyhe dezamináló hatás miatt csupán egyetlen bázis alakult át a 2 millió molsúlyú vírus-ribonukleinsavban, és a keletkezett mutáns törzs a Jawa dohányon lokális léziókat (sérüléseket) okozott, szemben az eredeti, fertőzési típussal. Ha a dezaminálás nagyon mélyreható változást indukált, és két molekula citozin alakult át uracillá, akkor a vírus teljesen elvesztette fertőző képességét, azaz letálissá vált, amint azt *Schuster* és *Schramm* (1958) kísérletekkel bizonyította.

A fertőzött növényi sejtekben a dohánymozaik-vírus az első szakaszban elveszíti fehérjeburkát, és a szabaddá váló vírus-ribonukleinsav közvetlenül replikálódik a sejtmagban, illetőleg a sejtmag közelében. A vírus sokszorozódásának a helyét a számos idevágó vizsgálati eredmény ellenére sem lehet még teljes bizonyossággal megállapítani. A ribonukleinsav újraképződésének folyamatát a *Watson* és *Crick* (1953) által felvetett komplementer párképződés alapján mint „centrális dogma" szerint kell elképzelni. A ribonukleinsavtól függő ribonukleinsav-szintézis folyamatát *Crick* (1964) és *Watson* (1965) későbbi munkájában részletesen ismerteti.

A vírusfertőzés folyamatában különböző szakaszokat lehet elkülöníteni – ribonukleáz kezelés és ultraibolya besugárzás hatására. A fertőzési folyamatokat részletesen ismerteti *Solymossy* (1965) összefoglaló munkájában. A fertőzés első fázisában a fertőzőképes vírus-ribonukleinsav nagyon érzékeny a ribonukleázzal szemben. A fehérjeburkát elvesztett vírus-ribonukleinsav ugyancsak érzékeny az ultraibolya besugárzással szemben, de a gazdaszervezetekben a sejtszerkezetekhez kapcsolódva érzékenysége gyorsan elenyészik. Az ép dohánymozaik-vírus fehérje-alegységeinek leválási időtartamát is sikerült megközelítőleg meghatározni, azzal, hogy a fertőzés után mikor képződnek lokális léziók (sérülési tünetek) a vírus-ribonukleinsav fertőzéshez képest. A különbség néhány órát tesz ki a lézió megjelenésében, ami a fertőzési folyamatok fontos adata.

A növényi vírusfertőzési folyamatok gátlására vonatkozó kísérleti eredmények alapján reménytkeltőnek látszó védekezési lehetőségek is felmerültek. *Ross* (1961) és *Loebenstein* (1963) adatai alapján az interferencia jelenségét kell részletesebben ismertetni. *Ross* az ún. lokális interferencia típusát bizonyította, amikor is két különböző vírussal fertőzte a leveleket – 6 napos időtartam után. Megfigyelte, hogy a második fertőzés intenzitását és hatásfokát nagyon lerontotta az első fertőzés befolyása. Az interferencia mértéke az első fertőzés utáni negyedik napon még nem jellegzetes; *Loebenstein* (1963) szerint csupán a 6—8. napon válik a különbség határozottá. *Loebenstein* az interferencia olyan típusát írta le, amikoris az egyik levél felén végzett első fertőzés után a második fertőzés gátlását lehetett kimutatni a nem fertőzött másik levélfélen. Ez a kísérleti eredmény arra mutat, hogy a fertőzés után olyan protektív jellegű anyagok keletkeznek a levelekben, amelyek transz-

lokálódnak a parenchimában. Az utóbbi években már gombák és baktériumok által kiváltott vírusfertőzés gátlási típusai is ismertté váltak.

A vírusfertőzések, illetőleg fertőzési helyek gátlásának fontos típusát alkotják a nukleinsav bázis-analógok, illetőleg bázis-származékok. *Commoner* (1953) ismertette először a tiouracil vírusgátló hatását, dohánymozaik-vírussal szemben. A tiouracil beépül a vírus-ribonukleinsavba, miközben lecsökken annak fertőző képessége. E jelenségnek a hatásmechanizmusa ma már részletesen ismeretes, ennek ellenére nem valószínű, hogy ez a bázis-analóg, illetőleg a vizsgált többi származék gyakorlatilag felhasználható lehetne közvetlenül a vírusfertőzéssel szembeni védekezésre, minthogy a kezelt gazdanövényeket is károsítja a kezelés. Ha a növények károsodását valamiféle előkezeléssel meg lehetne akadályozni, akkor a tiouracil alkalmazhatóvá válna. *Rüzskov* (1962) ugyancsak nukleinsav bázisok, illetőleg bázis származékok vírusgátló hatását tanulmányozta lokális léziók segítségével. Adenin, xantin, hipoxantin, teobromin stb. hatására a rövid tartamig előkezelt levelekben csökkent a dohánymozaik-vírus fertőzés után a léziók száma. *Király* és *Szirmai* (1964) a kinetin és a kinetinnel együtt alkalmazott tiouracil vírusgátlását mutatta ki. *Pozsár* és *Király* kísérletileg bizonyította, hogy a kinetin, illetőleg a benziladenin (*Pozsár*, *Király* és *El Hammady*, 1966) a gazdaszövetek ribonukleinsav- és fehérje-szintézisének fokozásán keresztül gátolja a vírusfertőzést. Feltehető, hogy a citokininek (kinetin, benziladenin stb.) hatására fokozódó ribonukleinsav- és fehérjeszintézis miatt nem jut elegendő alkotóelem a vírus makromolekuláinak szintéziséhez, miután a citokininek élettanilag aktív állapotba hozzák a szöveteket, s egyidejűleg a fehérje és a nukleinsav bomlását is specifikus jelleggel akadályozzák. Feltehető, hogy e feltételek következtében csökken a szövetekben a citokinin előkezelések miatt a fertőzési helyek száma. A természetes citokininek a gyökérben keletkeznek, s a növekvő szervekbe vándorolnak, ennek következtében a csúcstalanított növényekben a megmaradó szervekben halmozódnak fel, és az ép növények analóg szerveihez képest vírusfertőzéssel szemben ellenállókká válnak. A citokininekkel azonosított „gyökérfaktor" befolyása ily módon fontos tényező lehet egyrészt a gazdanövény ribonukleinsav-szintézisének fokozásában, illetőleg szerkezeti stabilizálásával azok bomlásának akadályozásában, másrészt a vírus makromolekulájának szintéziséhez szükséges alapelemek minimumra való csökkentésével elősegíti a vírusfertőzéssel szembeni ellenállóképesség kialakulását.

A CITOKININEK ÉS KÓRÉLETTANI SZEREPÜK

A CITOKININEK KÉMIAI SZERKEZETE ÉS ELŐFORDULÁSA

A szintetikus citokininek közül a kinetint (6-furfuril-aminopurin) már csaknem két évtizede használják általában szövettenyészetekben és izolált szervtenyészetekben. Az élő természetben való előfordulásukat és hormontermészetüket azonban csak a legutóbbi években sikerült igazolni, illetőleg megerősíteni. *Miller* és munkatársai (1956) halspermából izolált és sokáig tárolt dezoxiribonukleinsav további frakcionálásával sejtosztódást serkentő anyagot különített el, amit a kinetinnel lehetett azonosítani. A biológiailag hatékony frakció *Rf* értéke alapján bizonyítani lehetett, hogy a kinetin a kókuszdióban és a kopràban is előfordul. A vizsgálatokat a továbbiakban két úton végezték, és számos kutató bekapcsolódott a munkába. Az egyik az adenin származékok előállítása után a preparátumok biológiai aktivitásának megvizsgálása a sejtosztódás fokozódása tekintetében. Ugyanakkor a másik vonalon megindult a természetben előforduló citokininek elválasztása, részleges tisztítása, biológiai aktivitásuk meghatározása, majd azt követően a kristályos állapotban való előállításuk és kémiai szerkezetük megállapítása.

A származékok nagy számának biológiai értékelése alapján megállapították, hogy csupán a 6-os szénatomhoz kapcsolódó származékok hatékonyak. Az is ismertté vált, hogy a kinetin mellett a benziladenin (6-benziladenin) is sejtosztódást fokozó hatású, tehát citokinin, amint azt *Leopold* és *Kawase* (1964) több biológiai teszttel közvetlenül igazolta. *Heidl* (1965) a 6-benzilamino-9-(tetrahidro-2-piril)-purin, *Rogozinska*, *Helgeson* és *Skoog* (1964) a 6-gamma, gamma-dimetil(allilamino)-purin származékok citokinin aktivitását mutatta ki.

Miután a vizsgálatok kezdeti szakaszában csak a kinetinhez hasonló adenin származékokról lehetett sejtosztódást fokozó hatást kimutatni, nagyon valószínűnek tűnt, hogy a hormoncsoport kivétel nélkül adeninszármazék. A csoport kifejezésére használatossá vált kinin szó a „*kinézis*" leegyszerűsített formájának tekinthető. A csoportot szokás még kinineknek, kininszerű vegyületeknek, kinetinszerű vegyületeknek is nevezni. Újabban azonban *fitokinineknek*, illetőleg *citokinineknek* szokás a hormoncsoportot nevezni, egyrészt, mert a kinin szó egy gyógyszerként használt vegyület neve, másrészt, mert a kinetintől eltérő szerkezetű vegyületek is hasonló hatást fejtenek ki a sejtosztódásra, illetőleg számos szintézisfolyamatra, valamint növekedés- és fejlődés-szabályozó mechanizmusra. *Letham* és *Miller* (1964) a kukorica éretlen szemeiből 3-jodo-2, 4, 6-trinitrofenátot különített el, és kristályos állapotban is előállította, ami kémiai szerkezetét tekintve jelentékenyen eltér az ismertetett adeninszármazékoktól. *Miller* (1960) a difenilurea citokinin-aktivitását is leírta. Az utóbbi vegyülettípus biológiai hatékonyságát ausztráliai szerzők az elmúlt években megerősítették.

Nagyon fontos kísérleti eredménynek kell tekinteni azokat a munkákat, amelyek a citokininek növényi szervekben való szintézisének lokalizációjára törekedtek. *Kende* (1965)

a napraforgó könnyezési nedvéből különített el citokinin aktivitású vegyületeket. Még ugyanabban az évben közölte *Seth* és *Wareing* (1965), hogy a bab gyökérfaktora is természetes citokinin. Ezeknek az eredményeknek az alapján ma már bebizonyosodott, hogy a korábban feltételezett „gyökérfaktor" azonos a citokininek csoportjával, illetőleg *a természetes citokininek bioszintézisének helye a gyökér*. A citokininek a könnyezési nedvvel, tehát a floém- (háncs) transzporttal kerülnek a növények föld feletti szerveibe, s a parenchima szövetekben elveszítik mozgékonyságukat. A későbbiekben azt is bizonyították, hogy a gyökérben keletkező citokininek mindig az éppen növekedő szervekben halmozódnak fel, és ily módon nagyon szoros kapcsolatban állnak a merisztémák biológiai aktivitásával.

A CITOKININEK SZEREPE A NUKLEINSAV- ÉS A FEHÉRJE-SZINTÉZISBEN

A kinetin citokinin-hatásának felismerése után közvetlenül, *Skoog* és *Miller* (1957) kimutatta, hogy indolecetsav jelenlétében közvetlenül fokozza a szövetek dezoxiribonukleinsav tartalmát. Kísérleteikben azonban csak a Feulgen-festhetőség fokozódásából, tehát kvalitatív jelleggel végzett tesztből következtethettek a legfontosabb nukleinsav-frakció mennyiségének a növekedésére. *Srivastava* és *Ware* (1965) ugyancsak kimutatta a dezoxiribonukleinsav szintézisének fokozódását a radioaktív foszfát beépülése alapján. Ezek szerint közvetlenül igazolták, noha nem timin inkorporálással – amely az egyetlen közvetlen és specifikus igazolásnak tekinthető – a citokininek dezoxiribonukleinsav-szintézist fokozó hatását.

Fletsher és *Osborne* (1965) radioaktív szénnel jelzett adenin beépülésével igazolta, hogy a ribonukleinsav-szintézist közvetlenül is serkenti a citokinin-kezelés. Ugyancsak ismeretesek kísérleti eredmények arról a területről is, hogy a radioaktív izotóppal jelzett benziladenin (*McCalla*, *Morre* és *Osborne*, 1962) és a kinetin (*Fox*, 1964) milyen mértékben épül be a ribonukleinsav-frakcióba. Az említett szerzők adeninen jelzett citokininek beépülését tanulmányozták, és kissé eltérő eredményeket észleltek. *Fox* kimutatta, hogy a jelzett kinetin 15%-a épül be ribonukleinsavba, ugyanakkor *McCalla* és munkatársai szerint a benziladenin nagyon kis mértékben épül be a ribonukleinsav-frakcióba, 10 molekula 2 millió molekulasúlyú ribonukleinsavba. Az eltérés oka lehet a szerzők által használt különböző citokininben vagy az eltérő módszerben keresendő. Ugyanis *McCalla* és munkatársai az elkülönített ribonukleinsav-bázisokat hidrolízis után kromatográfiásan is visszamérték.

A citokininek sajátságos hatását a metabolitek (az anyagcserében nélkülözhetetlen anyagok) felhalmozódására *Mothes* és *Engelbrecht* (1961) mutatta ki. A kinetinnel kezelt levél-parenchima közvetlenül akkumuláló befolyást gyakorolt a radioaktív izotópokkal jelzett metabolitekre. A citokinin-hatás úttörői között *Richmond* és *Lang* (1957) bizonyította, hogy a kinetin fokozza a levelek összes nitrogéntartalmát, továbbá a fehérje nitrogéntartalmát és arányát. A bioszintézis intenzitását számos szerző megerősítette a következő években. *King* és *Hsu* (1963) a benzimidazolnak a fehérje-szintet fokozó hatását mutatta ki, ami azért is fontos, mert igazolja, hogy a két citokinin között a nukleinsav- és a fehérje-szintézisre gyakorolt hatás tekintetében csupán mennyiségi különbség van.

A fentiek alapján bizonyítottnak tekinthető, hogy a citokinin-hatás a dezoxiribonukleinsav szintézisének fokozásán keresztül érvényesül. A ribonukleinsav- és a fehérje-szintézis

intenzitásának növekedése viszont csupán a dezoxiribonukleinsavtól függő ribonukleinsav-szintézis összefüggésének a következménye. A dezoxiribonukleinsav szintézisének szabályozásán keresztül mint elsődleges és alapvető befolyáson érvényesül a citokinin-hatás. Nagyon nehezen értelmezhető a citokininek által kiváltott metabolit-akkumulálódás, ami a bioszintézisek bizonyított előzménye.

Nagyon érdekes és feltűnő hatásban nyilvánulnak meg a citokininek a klorofill-stabilizáló jelleg tekintetében. Az elkülönített levelek vagy hajtások esetében szinte közvetlenül megindul a fehérje-szint csökkenése, amit párhuzamosan követ a klorofill-komponensek bomlása. A citokinin-kezelés hatása a klorofill bomlásának gátlásában jut kifejeződésre, ami a szeneszcencia (elöregedés) akadályozásának tekinthető. A szeneszcencia gátlása annyira jellegzetes, hogy a citokinin-aktivitás biológiai tesztezésére is felhasználható. A klorofill-stabilizálódás elsődleges feltételének tekinthető a ribonukleinsav-frakció citokininektől szabályozott nagyfokú állandósága, amit a fehérjeszint megmaradása is követ. *Srivastava* és *Ware* (1965) bizonyította, hogy citokininek hatására csökken a ribonukleáz aktivitása, ami ugyancsak fontos szerepet játszik a ribonukleinsav-frakció szerkezeti stabilizálódásában. *Wittwer* és munkatársai (1962) ugyanakkor a kinázok aktivitásának csökkenését mutatták ki. A szeneszcencia visszatartásában, illetőleg a klorofill bomlásának akadályozásában jelentkező citokinin-hatásban vélhetően fontos szerepet játszik az intenzív nukleinsav-szintézis és a nukleinsavak bomlásának enzimes gátlása mellett a sajátságos ribonukleinsav-szintézis, ami még a sejtmagvacska alaktani módosulásában is kifejeződésre jut – *Witham* és *Miller* (1965) sejtalaktani vizsgálatai szerint.

GOMBAFERTŐZÉSEK HATÁSA A CITOKININSZINT FOKOZÓDÁSÁRA

Régóta ismeretes tény, hogy a gombafertőzések hatására már a fertőzés kezdeti, klorotikus állapotában kimutatható a sejtlégzés fokozódása és a metabolitek, valamint a fotoszintátok felhalmozódása. A jelenség megfigyelése mellett annak élettani és kórélettani okai sokáig ismeretlenek maradtak. Gombák spóráiból sikerült néhány szerzőnek szerves oldószerekkel szeneszcenciát gátló faktorokat elkülöníteni, s az élettani hatás megegyezett bizonyos kórélettani jelleggel, amikor ugyancsak megfigyelhető a klorofill bomlásának a gátlása. Más szerzők a klorofilltartalom növekedését és a fotoszintézis intenzitásának fokozódását mutatták ki a növények fertőzött leveleiben, és ezzel egyidejűleg a fertőzött levelekben a szárazanyag-tartalom is növekedett.

A fenti megfigyelések élettani okainak felismerésében nagyon fontos szerepet vitt a citokinin-hatásmechanizmus biokémiai sémáinak felderítése. Korábbi kísérleti eredményeink alapján *(Király, Pozsár* és *El Hammady,* 1966) közvetlenül bizonyítottuk, hogy a citokinin-kezelésekhez hasonlóan a gombafertőzések is fokozzák a szövetek nukleinsav-szintjét, fehérjetartalmát, valamint gátolják azok bomlását, és stabilizálják a klorofill komponenseit. Ezek alapján nagyon valószínűnek tűnt, hogy a fertőzött levelekben, illetőleg egyes levéltájakon azért fokozódik a nukleinsavtartalom és a fehérjeszint, mert a gombamicélium, illetőleg a fertőzött szövet citokinin-termelése nagyobb fokú. Nagyon valószínűnek kell tekinteni, hogy a gomba termeli a viszonylag nagyobb szintű citokinint, miután a gombaspórákban is – többféle biológiai teszttel – kimutatható a jelentékeny mérvű citokinin-aktivitás.

A metabolitek akkumulálódása is hasonló a fertőzések és a citokinin-kezelések nyomán. Ugyancsak analógia mutatható ki a fertőzött levelek feletti tájon észlelhető növekedésgátlás tekintetében a fertőzés és a citokinin-kezelés között. Ezeknek a feltevéseknek az alapján több oldalról is sikerült közvetlenül bizonyítani, hogy a fertőzések nyomán növekszik a citokininszint. Biológiai tesztek segítségével közvetlenül igazoltuk, hogy még a látható tünetek megjelenése előtt, tehát a klorotikus fázis előtt nagyobb a gombafertőzött levélfelekben a citokinin-aktivitás az egészséges kontrollhoz képest. Ily módon a fertőzött szövetek nagyobb citokinin-szintje indokolja a kórélettani jelenségek számos speciális tünetét és biokémiai mechanizmusát.

Még egy jelenségre kell röviden rámutatni a fertőzés másodlagos tüneteivel kapcsolatban, ami közvetlen befolyást gyakorol a termés szerkezeti kialakulására. A gyökerekben keletkező citokininek a háncs (floém) szállítónyalábjain keresztül jutnak el az aktuálisan növekvő szövetekbe, illetőleg szervekbe. Ha a citokinin-szint valamelyik szervben aránytalanul magas (pl. fertőzés miatt vagy – ami azzal egyet jelent – kezelés következtében), akkor a szerves anyagok abnormális jelleggel a nagyobb citokinin tartalmú szerv felé áramlanak, ott akkumulálódnak és a szintézis intenzitása is ott a legnagyobb fokú. Ezek a szervek az anyagok áramlását akadályozzák a reproduktív szervek felé is, ami a gombafertőzések termést csökkentő befolyását is megmagyarázzák élettani szempontból.

A floémszállítás intenzitását befolyásoló citokinin-hatást – ugyancsak a legutóbbi években – több szerző egymástól függetlenül és eltérő tesztekkel bizonyította. *Mothes* és *Engelbrecht* (1961) izolált levelekben mutatta ki a transzport-folyamatok citokininektől szabályozott jellegét. *Seth* és *Wareing* (1964) a hormonok (auxin, gibberellin, citokinin típusú vegyületek) irányította közvetlen transzport mechanizmusát írta le, azonban sebzett tesztobjektumok felhasználása miatt adataik helyesbítésre szorulnak. Saját kísérleti eredményeink (*Pozsár* és *Király* 1964, 1966) szerint a citokinin-kezelés csaknem teljesen korrigálja a dekapitált egészséges növények poláris irányú floémszállításának intenzitását. Ugyanakkor azt is bizonyítottuk, hogy a dekapitálás és a gombafertőzés egyaránt analóg módon, abnormálisan módosítja a transzport irányát és intenzitását. A dekapitált és a fertőzött növényekben egyaránt alap felé (*bazipetális*ra) fordul a floémszállítás iránya, amit radioaktív izotópokkal jelzett metabolitek segítségével közvetlenül bizonyítottunk. Az abnormális floémszállításra vezethető vissza a fertőzések hatására jelentkező reproduktív szervfejlődési gátlás is, valamint az azt kísérő terméskiesés.

NEGYEDIK RÉSZ

NÉHÁNY KORSZERŰ VIZSGÁLATI MÓDSZER

ÍRTÁK:

MARÓTI MIHÁLY
O'SVÁTH JÁNOS

NÖVÉNYI SEJT-, SZÖVET-, SZERV- ÉS EMBRIÓTENYÉSZTÉS

A természetben spontán növő és a termesztésbe vont növényeken kívül ma már a mesterséges tenyésztéssel felnevelt növények is fontos objektumai a növénytani tudománynak. Az irányított, mesterséges tenyésztést végezhetjük szabadföldön, tenyészedényekben szabadban, laboratóriumban, és steril körülmények között. Ez utóbbi eljárást, amelyről itt szó lesz, *in vitro* (= üvegben, azaz: kísérletileg) izolált tenyésztésnek is nevezzük. Tenyészthető aszeptikusan teljes növény, csíranövény, magból kioperált embrió, bármely fiatal növényi szerv vagy osztódó szövet, sőt újabban a fejlettebb növények egyes sejtjeinek tenyésztését is sikerült megvalósítani. Az egysejtű, fejletlenebb szervezetek (pl. a moszatok, élesztőgombák, baktériumok) mesterséges tenyésztését már régen alkalmazzák az iparban is, ezekkel itt most nem is foglalkozunk.

A hajtásos növények részeinek izolált tenyésztése mintegy 90 évre tekinthet vissza. *Vöchting* (1878) volt az első, aki növényi fragmentumokat próbált tenyészteni, de sem neki, sem később *Haberlandt*nak (1902), aki bőrszöveti sejtekkel kísérletezett, nem sikerült a tenyésztés. Az embriótenyésztésben pedig *Hannig* (1904) volt az úttörő. Csak 1922-ben sikerült *Kotte*nak, illetve *Robbins*nak – egymástól függetlenül – gyökércsúcsokat izoláltan növeszteni. Ugyanekkor *Molliard* (1920) pedig sikeres növényi embriókultúrát hozott létre. A harmincas évek hozták meg a teljes sikert, amikor *White* (1934) amerikai kutatónak korlátlan növekedésű paradicsomgyökér-tenyészetet, majd *Gautheret* (1939) és *Nobécourt* (1939) francia kutatóknak, valamint *White*-nak (1939) sikerült a mai értelemben vett szövetkultúrát létrehozni sárgarépa gyökeréből, illetve dohány szárából. Az egyes sejtek tenyésztési módszerének kidolgozása alig egy évtizedes; ez *Muir* és munkatársai (1954), *Nickell* (1956), *Torrey* és *Shigemura* (1957) nevéhez fűződik. Magyarországon *Orsós* (1938) foglalkozott először szövettenyésztéssel, *Rédei* (1955) pedig embriótenyésztéssel; újabban *Faludi* (1956) és *Maróti* (1956) dolgozik szövettenyésztéssel hazánkban.

Sikeresnek ma akkor tekintjük az izolált tenyésztést, ha a növényi rész korlátlan ideig tenyészthető, vagy legalábbis többszöri átültetés után is fenntartható. Fontos követelmény továbbá, hogy a növényi rész természetének megfelelő anyagcserét folytasson, tehát pl. a sejtosztódás, növekedés zavartalan legyen, és megtartsa eredeti habitusát. Tehát pl. az egyik szerv (gyökér) ne regenerálja a másikat (hajtást), vagy a kalluszszövet differenciálatlan maradjon. Ezért a növényből kivágott, olyan ún. *explantátum*, amely ugyan több hétig él, de vagy nem növekszik, vagy más szervet regenerál, vagy nem ültethető át tovább – nem igazi tenyésztés, legfeljebb túlélő növényi résszel való kísérlet. Tágabb értelemben azonban az ilyen jellegű kísérleteket is a tenyésztés fogalma alá sorolják.

A növényi részek tenyésztésének elsősorban mint módszernek van igen nagy jelentősége, mert vele minden életfolyamat tanulmányozható. Az életfolyamatokra ható fizikai és

kémiai tényezőket elkülönítve és ellenőrizve vizsgálhatjuk, és szintén korlátlanul ismételhetjük a kísérleteket. Megfelelő értékeléssel az így kapott eredmények – mint a tapasztalat mutatja – az egész növényre és a természetes viszonyok között zajló életfolyamatokra is alkalmazhatók.

TENYÉSZTÉSI TECHNIKA

A növényi részek tenyésztésének egyik alapvető feltétele a *sterilitás*, tehát a károsító mikroorganizmusoktól való megóvás. Ez azért fontos, mert egyrészt az izolált növényi részek baktérium- és gombaölő *(baktericid* és *fungicid)* hatást alig mutatnak – éppen izoláltságuk miatt –, másrészt sebfelületük könnyen fertőződik, továbbá tápközegeik összetételüknél fogva igen alkalmasak mikroorganizmusok elszaporodására. A legtöbb tenyészetet tehát aszeptikusan kell beállítani. A sterilitásnak ki kell terjednie a tenyészteni kívánt növényi részekre, az izolálási helyekre, a tápközegekre, az edényekre és eszközökre.

A mikroorganizmus- és rovarmentes anyagot portalan helyről ajánlatos venni, hogy minél kevesebb felszíni sterilizálásra legyen szükség, mert ezek egy része roncsolja a szöveteket. Minden vízben jól oldódó, erősen fertőtlenítő, oxidálószer alkalmas felületi sterilizálásra, csak kevés mosással vagy szellőzéssel el lehessen távolítani a növényi anyagból. Sterilizálás előtt ajánlatos desztillált vízzel vagy 96%-os alkohollal lemosni a növényi részt. Ezután leggyakrabbn 10%-os nátriumhipoklorittal, 1%-os merkurikloriddal, 1%-os vizes brómoldattal, klóraminnal 1–60 percig sterilizálják a növényi részeket, főleg a magvakat. Ezután 96%-os alkoholos (5–10 percig), többszöri steril desztillált vizes lemosást vagy steril légköri szellőzést alkalmaznak.

Az izolálást tiszta, mikroorganizmus- és pormentes helyen is kielégítően el lehet végezni. A helyiségeket a mikroorganizmusoktól és portól vízgőz lecsapatással, alkoholos-oxikinolinos (0,5%) permetezéssel és kvarcfénnyel szokták megtisztítani. Nagyobb biztonsággal lehet dolgozni rögzített üvegfelület alatt vagy oltószekrényben, ahová csak az oltást végzők keze ér be. Nagyobb méretű steril oltásokhoz oltófülkéket használnak, amelyekhez már légkondicionáló és levegőszűrő berendezés is szükséges. A kamrák, fülkék és szekrények sterilizálását részint felületi lemosással (96%-os alkohol, klóramin, 10%-os nátriumhipoklorit), részint gőzzel, gázzal vagy ultraibolya fénnyel (30') végzik. A jól végzett sterilizálás után általában 1% alatt marad a kultúrák szennyeződése (91. kép).

A tápközegek ásványos részét a tömény ún. törzsoldat összeállítása után és az egyes tenyészedényekbe való dozírozás után autoklávban sterilizáljuk, 120–130 C°-on (1,5–1,7 atm.), 30–60 percig. Ha a tápközegben már cukor is van, akkor atm. nyomás nélkül 100–110 C°-on ajánlatos a sterilezést végezni, 30–60 percig, hogy a karamellizálódást elkerüljük. A vitaminokat, növekedésszabályozókat vagy egyéb hőlabilis anyagokat Seitz-féle azbesztlemezen vagy a baktériumoknál kisebb pórusú (1 $\mu \varnothing$) üvegszűrőn szivatjuk vagy nyomatjuk át, és ezzel sterilizáljuk. Az ilyen anyagokat azután steril pipettázással juttatjuk a tenyészedényekbe, a már steril ásványos közeghez. A szűréskor mind a nagy nyomást, mind az erős szívást kerülni kell, mert így a baktériumok is átjutnak a szűrő felületen. Az azbesztlemez csak egyszeri szűrésre alkalmas; az üvegszűrő (pl. G5) tömény kénsavval való tisztítás és többszöri steril desztilláltvizes öblítés után újra használható. Használat előtt azonban mindkét szűrőberendezést papírcsomagolásban, száraz hőn sterilizálni kell (160 C°-on, 60 percig). A tápközegeket antibiotikumokkal (antibakteriális és antifungális

anyagok) is megkísérelték sterilen tartani. Az eddig alkalmazott anyagok (Aureomycin, Chlorocid, Erytromycin, Neomycin, Oxitetracyklin, Penicillin, Polymycin, Terramycin, Tetramycin, Salvoseptyl, Superseptyl) azonban vagy nem sterilizálták a tápközegeket eléggé, vagy nagyobb koncentrációban gátolták a növényi részek növekedését is.

Az üvegeszközöket, tenyészedényeket (lombik, kémcső stb.) a forróvizes kimosás után káliumbikromátban, tömény kénsavban, nátriumnitrátos oldatban vagy krómkénsavban áztatják és tisztítják, mint a közönséges laboratóriumi edényeket, majd többszöri desztilláltvizes öblítés után kiszárítják. Ezután az egyes darabokat külön papírcsomagolásban, hőlégsterilizátorban száraz hőn sterilizálják, 160 C°-on, 1 órahosszat. Az edények száját vattadugóval és papírlekötéssel látják el. A papír elégését vagy szenesedését el kell kerülni (a kívánt hőfokot vagy hőmérővel, vagy színtváltoztató hőjelző krétával szokták ellenőrizni). Az üvegedényeket célszerű a sterilizálás után lassan lehűteni, hogy a töréseket megakadályozzuk. Gumieszközöket nedves hőn (autokláv) sterilizáljuk, 120 C°-on (1,5 atm.), 15–30 percig. Az izoláláshoz szükséges fémeszközök egy részét (csipesz, tű) forró vízben sterilizálhatjuk, de amelyeknek éle van (szike, olló), azokat külön papírcsomagolásban, száraz hőn sterilizáljuk a szokásos módon. Az eszközök alkoholos (96%-os etilalkohol) lemosása és gázlángon, borszeszégőn való áthúzása is használatos és megfelelő. A növényi anyag tenyészedénybe való helyezése előtt is célszerű az edény száját lángon áthúzni. A tenyészedényeket (Roux-palack, kémcső, tenyészcső, lombik) a kísérlet (*inkubáció*) időtartamára sterilizált gyapotdugókkal és celofán lekötéssel, fém-, üvegkupakkal szokták lezárni, hogy a szükséges levegőzés meglegyen, de a túlságos párolgást megakadályozzák.

Az izolálást végző személyek gyakran használnak szájkendőt, gumikesztyűt, külön öltözetet és cipőt, azonban az utóbbiak nem feltétlenül szükségesek a sterilitás megtartásához.

A tenyésztési technika második fontos lépése a n ö v é n y i r é s z e k k i v á l a s z t á s a é s i z o l á l á s a. Ez a kísérlet céljától és főleg a tenyésztésre kiszemelt növényi résztől függ. Megkülönböztetünk intakt (ép) növényi kultúrát, embrió-, szerv-, szövet- és sejttenyészetet. Mindegyik létrehozása más és más technikát és módszert igényel.

Teljes növény sterilen való felnevelése rendszerint magból történik. Ugyanúgy a kultúrák létesítését is gyakran a mag csíráztatásával kezdik. Intakt növényi tenyészet létesítéséhez elegendő a sterilizált magvakat steril tápközegre helyezni és vagy ezen neveljük fel, vagy bizonyos idő után megfelelő (esetleg folyékony) táptalajba helyezzük át – aszeptikusan; így egész virágzásig vagy maghozásig is eltarthatók. Ilyen jellegű tenyészetekkel pl. vírus- vagy egyéb mikroorganizmus-fertőzési kísérletek, genetikai vizsgálatok végezhetők (92. kép).

Az embriótenyészetekhez az anyagot a magból steril körülmények között operálják ki. Ezzel eredeti tápanyagaitól elszakítják azt, és más természetes tápanyagban (pl. endospermiumban) vagy mesterséges, szintetikus tápközegen nevelik fel. Ez a módszer a növénynemesítés egyik ismert eljárása. Segítségével pl. egymással nem keresztezhető gabonaféléket, *Datura* (maszlag) fajokat, ill. fajtákat sikerrel kereszteztek. Egyik faj vagy fajta embrióját átültették a másik magjának táplálószövetébe, itt kifejlődött, és ezzel két fajt vagy fajtát élettanilag annyira közelebb hoztak egymáshoz, hogy keresztezhetőkké váltak. Más esetben pedig a keresztezés után rendszerint rövidesen elpusztuló embriót sikerült mesterséges tápközegen felnevelni, vagy ily módon befolyásolni a fejlődését. Mesterséges embriótenyésztéssel mutatták ki a nőszirom és káposzta maghéjában levő csírázásgátló anyagok létezését is. Az embrióátültetést rendszerint binokuláris mikroszkóp alatt, egyszerű eszközökkel (csipesz, szike, bontó- és lándzsatű) végzik.

A szervkultúrákat is rendszerint aszeptikusan csíráztatott magvakból kelt csíranövényekről izolálják, de fejlett növényről is leválaszthatók és megfelelő felületi sterilezés után tápközegre vihetők. Mind agar-agarral szilárdított, mind folyékony tápközegen tenyészthe-

tők. Leggyakoribb szervkultúrák a gyökér- és hajtástenyészet. A gyökérkultúrákat gyakran sterilen tenyésztett hajtás járulékos gyökereiből, vagy szármetszeteken regenerálódott gyökerekből létesítik. A jól növekvő gyökértenyészeten megjelenő oldalgyökerek átoltásából is származhat a tenyészet. Tenyészedényenként 1–2 gyökeret ajánlatos tartani, hogy az esetleges beszennyeződés ne tegye tönkre az egész kultúrát. Jó tenyészetnek a korlátlan növekedésű klónt tartjuk, amely többszöri átoltás *(passage)* után is egyenletesen nő. Ennek egyik feltétele, hogy szabályos időközökben (4–6 hét) el kell végezni az átoltást, mert a szabálytalanul növő vagy növekedésben megállt kultúrát nehéz úgy megfiatalítani, hogy visszakapja eredeti növekedési ütemét. Átoltásra 1–10 mm csúcsdarabok a legalkalmasabbak. A növekedés megindulása függ az átoltott darab *(inokulum)* nagyságától is. Az első igazi gyökérkultúrát *White* (1934) létesítette paradicsomgyökérrel folyékony tápközegen, amely – illetve növekménye – még ma is növekszik, és össznövekménye több km hosszú lenne. Ma már több mint 70 növényfaj gyökeréből készítettek szervtenyészetet, de néhány egyszikű és fás növény gyökeréből még mind ez ideig nem sikerült kultúrát létesíteni (93. kép).

A hajtáscsúcsból valódi szervtenyészetet *Loo* kínai kutató létesített először 1946-ban. Azóta már néhány növényfajból sikerült létrehozni ilyeneket. A hajtástenyészet ugyanis sokkal igényesebb a tápközegre, és vagy nemigen növekszik, vagy előbb gyökeret regenerál. Növekedése a gyökérkultúrához viszonyítva igen lassú, naponként 0,5–2 mm, a gyökéré pedig általában 8–10 mm. A tenyészet létesítéséhez 0,5–5 mm darabokat szoktak levágni, amelyet vagy a magból operálnak ki, vagy a sterilen nevelt csíranövényről választanak le. A kultúrákat kémcsőben, lombikban, Petri-csészében egyesével vagy nagyobb számban lehet tartani. Szervkultúrák közé tartoznak még a rügyekből kioperált levelek, portokok, magház, endospermium stb. tenyészetei is. Ezek azonban sokkal kisebb jelentőségűek, mint a gyökér- és hajtástenyészetek, amelyek az élettani jelenségek, így a tápanyagfelvétel, szállítás, átalakítás, légzés stb. vizsgálatának kiváló objektumai. Ezenkívül valamely szerv tenyészete a hiányzó rész szerepének tisztázását is elősegíti (94. kép).

Az izolált növényi tenyészetek közül a szövettenyészet a legelterjedtebb ma. Ez a csak többé-kevésbé differenciálódott (vagy dedifferenciálódott) képződmény származhat kambiumból, a merisztémás fa- vagy háncsrészből, de vegyes eredetű is lehet. Általában többféle (kambiális, fa, háncs stb.) szövetelemet tartalmazhat, amelyek megtartják valódi merisztémás, kalluszos jellegüket. Lényeges szempont, hogy ne differenciálódjon szövetrendszerekké és ne alakítson ki szerveket, legfeljebb a tápanyag felvétele és szállítása miatt többféle, esetleg vastagodott falú sejttípust. Egyes vegyületekkel (adenin, vagy kinetin és β-indolilecetsav) a homogén sejttömegből szervorganizáció is előidézhető. Szövettenyészeteket lehet készíteni izoláltan nevelt csíranövényből, de a szokásos felületi sterilizálás után fejlett növény szárából, gyökeréből, raktározó gumóból, embrióból, levélből, virágrészből, növényi daganatokból, gubacsokból, termések húsából, fák kérgéből is. Ide sorolják a két növényfaj keresztezésekor keletkező genetikai és a vírusok okozta tumorokból létesített speciális tenyészeteket is. Mindenféle szövet alkalmas tehát szövetkultúra létesítésére, csak osztódóképes sejtekből álljon. Ezért eddig már száznál több növényfajból készült szövetkultúrát ismertettek, és számuk napról napra szaporodik.

A szövetkultúrák beállítását is szigorú steril eljárással kell végezni a már említett fertőtlenítő vegyületekkel és eszközökkel. A kultúrák beállításához vagy átoltásához különböző nagyságú szövetdarabokat használnak, 1 mg-tól 1000 mg-ig. A nagyon kicsiny darabok lassan kezdenek növekedni, a nagyobbakban pedig könnyebben keletkeznek pusztuló, nekrotikus gócok. A növény faja és a szövet természete is befolyásolja az ún. *inokulum* nagyságát; általában 50–500 mg-os vagy $5 \times 5 \times 3$ mm-es darabok jól és biztonságosan nőnek. Új beállításhoz ajánlatos nagy mennyiségű anyaggal indulni, hogy egyenletes növésű darabokat lehessen tovább oltani (szubkulturálni). Gyakran ismert nagyságú,

súlyú szövetdarabokkal kell végezni a kísérleteket. Ilyenkor sterilizált dugófúróval, speciális vágó készülékkel, mikrotómmal metszenek ki egyforma nagyságú darabokat, vagy torziós mérleggel mérnek le egyenlő súlyú részeket. A kivágott szövetdarabot eredeti helyzetéhez mérten fordítva célszerű a tápközegre tenni, hogy az auxinpolaritás miatt hamarabb meginduljon a szövetburjánzás. Gubacsból vagy gyökérgolyvából létesítendő kultúránál vigyázni kell, mert ezek a szövetek baktériumokat is tartalmaznak. A valódi szövetkultúrákat jóformán minden életjelenség, de különösen a szintézisek tanulmányozására használják, mivel rajtuk az irányított növekedés, fejlődés jól észlelhető (95. és 96. kép).

Az utolsó évtizedben sikerült a fejlettebb növények egyes sejtjeinek izolálását és tenyésztését is kidolgozni. Ezzel lehetővé vált egyetlen sejtből szöveteket, szerveket és teljes növényt is előállítani, ami az örökítés szempontjából igen fontos. Ez utóbbi eredmény korszakot nyithat a növényi szervezetek irányított anyagcseréjének és genetikájának a befolyásolásában, mivel az egyes sejten át könnyűvé válik az emberi beavatkozás lehetősége. Először mintegy 10 éve állítottak elő ilyen egysejtes tenyészeteket, éspedig úgy, hogy vagy mikromanipulátorral, mikroszkóp alatt különítettek el egy-egy sejtet a szövetkalluszból, vagy szétrázták mechanikusan a sejteket, és mikroszkóp alatt ún. nedves kamrában vagy függőcseppen figyelték a növekedését és osztódását. A dohány- és bársonyvirág-szövetek voltak az első kísérleti objektumok, de ma már 15–20 növényfajból ismerünk sejtes kultúrákat. A sejtet kezdetben azonos faj szövetének felületére helyezték, hogy abból vegye táplálékát. Ma már mesterséges tápközegen is jól tudják nevelni, különösen, amióta kidolgozták a folyékony tápoldatban való tenyésztést. Ebben rázatással és steril levegő befúvatásával nagyobb ütemben növekszik a sejtek száma, mint a szilárd tápközegen. A sejtes tenyészetek szilárd tápközegen rendesen szövetté szerveződnek, folyékony tápközegen pedig sejtek, sőt sejtcsomók és szövetek is képződhetnek. Ez utóbbi mód alkalmasnak látszik nagy tömegű, gazdaságos és esetleg iparilag is hasznosítható alapanyagok (vitaminok, szteránvázas vegyületek, alkaloidák) előállítására is. A nagyobb méretű sejt- és szövettenyésztéshez rázógépeket, keverővel és légcserét biztosító berendezéssel ellátott tenyészedényeket vagy fermentorokat használnak, mint az algák vagy antibiotikumok tenyésztéséhez.

A tenyésztési technika területére tartozik a kultúrák fenntartása és értékelése is. A steril körülmények között létesített tenyészetek – ha a fizikai és kémiai feltételek (lásd később) megfelelők – pár nap múlva növekedésnek indulnak. A növekedésnek indult szövetek világossá válnak, üvegesen csillognak, esetleg meggörbülnek vagy felületükön dudorok jelennek meg. A beszennyeződött, fertőződött kultúrát pedig legjobb kiselejtezni, mivel alig menthetők meg, és az edényben levő többi explantátumra is hamarosan átterjed a fertőzés. A növekedés részint hossznövekedésben, részint kalluszképződésben nyilvánul meg, bár az explantátumok kis méretű térfogatváltozása egyszerű vízfelvételből is adódhat. Az elsődleges, újonnan létesített tenyészetek ugyanezen a tápközegen 3–6 hétig, esetleg 10 hétig is eléggé jól növekszenek. 5–6 hetes korban azonban célszerű friss tápközegre helyezni, különösen a szerv-, szövet- és sejtkultúrákat, mert különben elöregednek, és megáll az intenzív növekedés. Ez utóbbiaknál rendszerint nem is az egész kultúrát, hanem annak egy kisebb részletét, darabját viszik új tápközegre. Ezt tűzdelésnek *(repikvazs)* nevezik, amellyel – folyamatosan ismételve – évtizedekig is fenntartható a tenyészet, mint *White* paradicsomgyökér-tenyészete, amely mintegy 30 éve, vagy *Gautheret* sárparépagyökérből készült szövettenyészete, amely kb. 28 éve van folyamatosan kultúrában. E tenyészetek növekménye azután elterjedt az egész világon, és több kilométer hosszúságot, illetve több mázsányi súlyt tenne ki (97. kép).

A tenyészetek növekedésének értékelése is fontos, ami sokszor nem könnyű, mert közvetlen mérni nem lehet a kultúrák fertőződésének veszélye nélkül. A sejt- és szövetkul-

túrák növekedése pedig különben is igen változatos, mert néha gömbös, máskor lemezes sejttömegek képződnek, és szerkezetük lehet tömött vagy laza, de belső organizáció is megindulhat bennük. A szervkultúrák (embrió, hajtás, gyökér) inkubáció alatti növekedése néha hosszméréssel is ellenőrizhető, főleg ha folyékony tápközegben és megfelelő tenyészedényben vannak. Az inkubációs idő végén a kultúrák növekedésének és fejlődésének ellenőrzésére a hosszúságmérést, a szárazsúly mérést, a sejtszámolást, a foszfor-, nukleinsav-, nitrogén-, proteintartalom mérését, az enzimaktivitás vagy a légzésintenzitás mérését szokták végezni. Ezeket a mutatókat vagy a teljes inkubációs időre, vagy egy napra vonatkoztatják; továbbá súlyegységre és egy sejtre is átszámíthatók a kapott adatok. Természetesen igazi képet akkor kapunk a tenyészet anyagcseréjéről, ha minél több ilyen élettani mutató alakulását megállapítjuk, éspedig több parallel kísérlet anyagából, majd ebből statisztikai értékeléssel számítjuk ki a növekedés és fejlődés szignifikáns jellegét.

A NÖVÉNYI RÉSZEK TENYÉSZTÉSÉNEK FELTÉTELEI

Az izolált növényi részek steril tenyésztésének – a már említetteken kívül – még fontos fizikai és kémiai feltételei is vannak. A külső *fizikai tényezők* közül a hő, a fény, a pH, a légnedvesség, a levegőellátás, a tápközeg jellege, szilárdsága, a tenyészedények anyaga stb. a legfontosabb. A *kémiai tényezők* közé pedig a tápközegek összetevőit, a szervetlen és szerves tápanyagokat, a növesztő és szabályozó vegyületeket, a vitaminokat és a természetes kivonatokat soroljuk.

FIZIKAI TÉNYEZŐK

A növényi kultúrák optimális hőigénye fajonként változik. A legtöbb anyag szobahőmérsékleten is jól növekszik. A szélső értékek tág határok között változnak, éspedig +15 és +36 C° között. A leggyakrabban alkalmazott hőfok 20–30 C°, amely a legtöbb anyag optimális hőigényét magában foglalja. A különböző hőfokok természetesen befolyásolják a növekedés és anyagcsere intenzitását. Megállapították, hogy a hőfok emelkedése növelte a dohány és a napraforgószár szövetének sejtosztódási ütemét, a dohány szöveteinek vírustartalmát, és a napraforgó-gyökérgolyva szövetének növekedési anyagok iránti szükségletét. A hőfok és naphossz közötti korrelációt is kimutatták a sárgarépa, a szőlő és a napraforgó szövettenyészetén.

A frissen izolált növényi részeket világosban is, sötétben is inkubálhatjuk. Az embriók és a hajtáscsúcs-kultúrák általában világosban növekednek intenzívebben, a gyökércsúcs, szövet- és sejttenyészetek mind világosban, mind sötétben egyaránt jól növekednek. Ha nem kívánatos a sejtek klorofillképzése, célszerű a kultúrákat sötétben tartani, mert ez egzaktabbul biztosítható és reprodukálhatóbb eredményeket ad. Úgy látszik, hogy az egyes szervek, szövetklónok adaptálódhatnak a fényhez és a sötétséghez is. Az is ismeretes, hogy a különböző növényfajokból származó explantátumok, szövetek növekedésére, anyagcseréjére a fénynek eltérő hatása lehet, de ugyanazon szövettörzs növekedését, belső összetételét is befolyásolják a fényviszonyok. A természetes fény jól helyettesíthető mes-

terséges fénnyel is. A fény hullámhossza (vörös, kék) is hat a növényi részek anyagcseréjére. A kísérleti adatok szerint a részleges (napi 8–10 órás) természetes fény a sárgarépaszövet sejtszámát, súlyát gyarapította, ellenben nukleinsav-, foszfor- és fehérjetartalmának mennyiségét csökkentette. Gyakran a hő és fény együttesen szabályozza a növényi explantátumok fejlődését. A fény és sötétség tartamának változására pedig ritmikus növekedést is megfigyeltek a csicsókaszár szövettenyészetén.

A tápközegek savassága szintén befolyásolja az izolált növényi részek növekedését. Az optimális pH a növény fajától és az izolált rész természetétől függ, de 5,0 és 7,0 közötti savasság általában megfelel a kultúráknak. A tápközegek pH-ja az explantátumok növekedése folyamán rendszerint a savasabb vagy lúgosabb állapotból a semlegesség felé tart, ugyanis a növekvő növényi részek megváltoztatják a tápközeg pH-értékét, különösen a velük érintkező részeken, s közben saját pH-juk is változik. Szélsőséges értékek: 2,5–4,5 pH vagy 7,5–10,0 pH körül már általában nem jól növekednek a növényi részek, még szélsőbb értékek pedig pusztulásukat okozzák. A pH-értékek változása hat a növényi részek anyagcseréjére is. A mozaikvírussal fertőzött dohány optimális növekedési pH-ja 5,0 és 7,5 között változik, és a legfertőzőbb vírust is ezen a pH-n növekedett szövetből izolálták. A 9,0–9,5 pH-s tápközegen inkubált szövetek növekedése is gyenge volt, és ezekből csak jelentéktelen mennyiségű és kevésbé aktív vírust sikerült kinyerni. A pH-értékeknek a szövetgyarapodásra gyakorolt hatását újabban akkor tapasztalták, ha a tápközegbe egyes fémeket (pl. vas) kelatizált formában juttattak. Ilyenkor 3–4-szeres súlygyarapodást is kaptak 1–2 pH-érték változtatással.

A növekvő növényi részek a környező légkör oxigén-koncentrációjára és páratartalmára is érzékenyek. Folyékony tápközegen a légnedvesség biztosítva van, viszont szilárd tápközegen a kiszáradás veszélye fennáll. Általában 50–70%-os relatív légnedvesség biztosítása célszerű, ami jól záró gyapotdugókkal és celofánlekötéssel könnyen elérhető. A kultúrák légkörében az oxigéntartalomnak 1% alá való csökkenése okoz csak növekedésgátlást. Ez a szilárd tápközegen levő felületi kultúráknál, ha nem szoros üvegdugós zárást alkalmaznak, nem szokott bekövetkezni, mert a gyapot és celofán, illetve a gyapot és fémkupakos (üvegpoharas) lezárás megfelelő oxigéncserét biztosít. Tápoldatba süllyesztett kultúráknál a megfelelő oxigénellátás biztosítását forgatással, rázatással, levegő-átbuborékoltatással szokták végezni. A légkör oxigén-koncentrációjának a normális fölé való emelése 30–40%-ig stimuláló hatású az explantátumok gyarapodására.

A tápközegek fizikai állapota, szilárd, illetve folyékony halmazállapota is hat a növényi részek anyagcseréjére. A folyékony tápközeg megfelelő levegőzés biztosításával intenzívebb növekedést eredményezett a sárgarépa, dohány szövetein, mint a szilárd tápközeg. A növény fajából és az explantátum természetéből fakadó különbségeken túl az agarral merevített táptalajok szilárdságának foka is hat a növekedésre. A keményebb tápközeg lassítja az explantátum gyarapodását. Általában 0,6–1,0%-os (agar) merevítés a legkedvezőbb, mert ebbe könnyen belenőhetnek a növényi részek, és a tápanyagok diffúziója is megfelelő benne. Azt is megfigyelték, hogy a szilárd táptalaj érdes, tapadó felülete gyakran ingerfiziológiai szempontból serkentőleg hat a növényi rész sejtburjánzásának megindulására. A kísérletek szerint a szilárd tápközegen lassabban indul meg a szövetgyarapodás, lassúbb ütemű is, de időtartama hosszabb, mint a folyékony tápközegen.

A kísérletekhez használt üvegedények minősége alig befolyásolja az eredményeket. Közönséges izolálási és tenyésztési kísérletekben megfelelőek a puha üvegből készült tenyészedények, mivel a tápközeghez használt (még a pro anal. tisztaságú) vegyszerekben és az agarban levő szennyezések is felülmúlják a puha üvegből kioldódó anyagokat. Egzakt, főleg táplálkozás-élettani kísérletekhez azonban ajánlatos kemény üvegféleségekből készült, pl. pyrex-tenyészedényeket használni. Természetesen ma már műanyag tenyészedények is használatosak.

KÉMIAI TÉNYEZŐK

A tenyésztési feltételek másik csoportjába a tápközegek egyes komponenseit soroljuk. Ezek a tápközegek lényegében szervetlen sókat (makro- és mikroelemeket), nitrogénforrást (nitrátot vagy aminosavakat), szénforrást (cukrokat), bizonyos vitaminokat, serkentőket (auxinokat), egyes növényi kivonatokat és desztilláltvizet tartalmaznak. Ma már számtalan tápközegformula ismeretes, amelyeknek lényegében a *Knop*-féle ásványos oldat és a *Hoagland*-féle mikroelemes oldat az alapja. Néhány változatot a 25. táblázat tartalmaz.

A makro- és mikroelemekből célszerű külön-külön koncentrált törzsoldatot készíteni, és használat előtt felhígítani. A tápoldatok készítésénél ügyelni kell arra, hogy egy-egy só teljes feloldása után adjuk hozzá a következőt, és pl. a magnéziumszulfátot ($MgSO_4$) külön oldva, utoljára vigyük a törzsoldathoz, keverés közben, mert különben kicsapódás következik be. A koncentrált törzsoldatot sterilizálva igen hosszú ideig eltarthatjuk. Az autoklávozás közbeni vízveszteséget steril desztillált víz hozzáadásával kell pótolni. A szilárd tápközeghez szükséges agart 5–10 napi folyóvizes mosás után külön felfőzve, esetleg gézen át szűrve, közvetlen használat előtt adjuk az ásványos oldathoz. Ezután történik a pH-beállítás, a tenyészedényekbe való dozírozás, és újabb autoklávozás után a tápközeg alkalmas az explantátumok befogadására. A makroelemek koncentrációja a tápközegben általában 15–1000 mg/l, a mikroelemeké pedig 0,002–1,000 mg/l szokott lenni. A növényi részek gyakran nagy koncentráció-különbségeket is elviselnek. De az egyes vegyületek helyes egyensúlya, vagy egyes elemek (pl. a vas) alkalmazási formája, mivel ezek a tápközeg pH-ját is módosítják, döntő jelentőségű lehet az explantátumok gyarapodására. A tápközegek lényeges ionjainak hiánya pedig előbb-utóbb a tenyészet pusztulásához vezet. Így pl. N-, K-, P-hiánynál a sárgarépaszövet 1–2 átoltás, passzázs *(passage)* után; Ca-, Mg-, S-hiánynál 2; Zn-, B-hiány esetén 3; Cu-, Fe-, Mn-hiányban pedig 4–5 átoltás után szokott a tenyészet elpusztulni.

A nitrogén szervetlen, de szerves alakban is adagolható a tápközeghez. Az előbbi formában a nitrát bizonyult a leghatásosabbnak, éspedig 8–10 mM koncentrációban. Szerves nitrogénként kazeinhidrolizátumot, peptont, élesztőkivonatot és aminosavakat tesznek a tápközegbe. Ezek hatása a növények fajától és az izolátumok természetétől függően változik. Általában az aminosavak egymagukban nem stimulálnak, hatásuk más vegyületekkel együtt érvényesül. Ugyanazon aminosavak ezért a növekedés serkentését és gátlását is okozhatják. A leggyakrabban használt aminosavak a glikokoll, aszparaginsav, glutaminsav, a kéntartalmúak közül pedig a cisztin és cisztein.

A növényi explantátumok szénhidrát táplálék nélkül nem növekednek, ha nem is pusztulnak el hamarosan. A leggyakrabban használt szénforrások a cukrok, azok közül is a dextróz, fruktóz, d-glukóz és szacharóz. Az arabinóz, xilóz, és ramnóz pedig a legkevésbé hatásosak, sőt egyes explantátumok növekedését gátolják, vagy mérgezők. A legtöbb explantátum számára a cukor optimális koncentrációja 0,5–3,0% között van, de tág határok között is (0,01–8,00%) tapasztaltak anyaggyarapodást. A cukrokon kívül a poliszacharidákat, alkoholokat, szerves savakat is felhasználták szénforrásként, azonban egymagukban vagy hatástalanok voltak, vagy gátolták a növekedést. Cukrokkal együtt adagolva a növekedés némi serkentését okozták.

A szorosan vett tápanyagokon kívül a növényi explantátumok növekedéséhez, sőt életben maradásához vitaminok is szükségesek. Ezeket az izolátumok egyik-másik fajtája önmaga szintetizálja, más explantátumok pedig kívülről adagolt vitaminra szorulnak. A különböző növényi izolátumok növekedésében, fejlődésében főképp az alábbi vitaminok játszanak szerepet: aneurin (B_1), riboflavin (B_2), nikotinsav (B_3), pantoténsav (B_5), piridoxin (B_6), kobalamin (B_{12}) folysav (B_c), aszkorbinsav (C), biotin (H), mesoinositol,

25. táblázat

NÖVÉNYI EXPLANTÁTUMOK TENYÉSZTÉSÉRE HASZNÁLATOS TÁPKÖZEGEK ÁSVÁNYOS ÖSSZETÉTELE (MG/LITER)

Összetétel	A szerző neve és az alkalmazási terület				
	Rappaport (1954) embrió	White (1945) gyökér	Ball (1946) hajtás	Gautheret (1959) kallusz szövet	Torrey (1957) sejt
Makroelemek					
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	236,80	200,00	333,00	500,0000	240,00
KNO_3	85,00	80,00	—	125,0000	85,00
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	36,00	360,00	83,00	125,0000	40,00
Na_2SO_4	—	200,00	—	—	—
KH_2PO_4	—	—	83,00	125,0000	20,00
NaH_2PO_4	10,00	16,50	—	—	—
$CaCl_2 \cdot 2H_2O$	—	10,00	—	—	—
KCl	65,00	65,00	42,00	—	60,00
Mikroelemek					
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	—	1,50	—	0,0050	1,50
$ZnCl_2$	—	—	0,15	—	—
H_2BO_3	—	1,50	0,06	0,0025	1,50
$MnSO_4 \cdot H_2O$	0,50	4,50	—	1,0000	4,50
$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	—	—	0,04	—	—
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	—	—	—	0,0025	0,04
$CuCl_2 \cdot 2H_2O$	—	—	0,05	—	—
$NiCl_2 \cdot 6H_2O$	—	—	—	0,0025	—
KJ	—	0,75	—	0,0250	—
$Fe_2(SO_4)_3 \cdot 9H_2O$	—	2,50	—	2,5000	—
$FeCl_3 \cdot 6H_2O$	—	—	0,24	—	1,50
$Fe(C_4H_4O_6)_3$	3,0	—	—	—	—
$CoCl_2 \cdot 6H_2O$	—	—	—	0,0025	—
$TiO_2 \cdot 5H_2O$	—	—	—	0,1000	—
$BeSO_2 \cdot 4H_2O$	—	—	—	0,0050	—
H_2SO_4 66°B	—	—	—	0,5 cm^3	—
$Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$	—	—	0,03	—	0,25
H_2O (bi-, tridest.)	1000 ml	1000 ml	1000 ml	1000 ml	1000 ml

para-amino-benzoésav. Ezek közül a B_1, B_3, B_6 a legfontosabb, mert ezek majdnem minden növényi növekedéshez szükségesek. Hatásos koncentráció-határaik 10^{-5} és $3 \cdot 10^{-10}$ g/ml között változnak. A három legfontosabb B-vitamint 0,5–1,5 mg/l koncentrációban szokták alkalmazni. Mivel aránylag kis töménységben hatásosak és igen sok anyagban (pl. agar) szennyeződésként is előfordulnak, csak nagy tisztaságú vegyszerekkel szabad dolgozni ilyen kísérletekben.

A kis mennyiségben is nagy hatást kiváltó anyagok közül a serkentők, auxinok a legfontosabbak a növényi részek tenyésztéséhez. Ezeket is az explantátumok vagy maguk szintetizálják, vagy kívülről kell pótolni. Így azután egyes izolátumok külső auxinok nélkül is jól gyarapodnak, pl. a sárgarépa kalluszszövete. Más explantátumok, pl. a dohány szárszövete csak külsőleg adagolt auxinnal gyarapszik. Egyes növényi szövetek az izolálás első heteiben külső auxinra szorulnak növekedésükhöz, később anélkül is gyarapodnak már. Ezek az ún. „auxin-habituált" szövetek, ilyen pl. a szőlőszár normális kallusza vagy gyökérgolyvás kallusza. A vírus által okozott tumoros szövetek is ilyenek auxin szempontjából.

A leggyakrabban használt és leghatásosabb auxinok a β-indolilecetsav (IES), α-naftoxiecetsav (NES), 2,4-diklórfenoxiecetsav (2,4–D). Koncentrációjuktól függően serkentést vagy gátlást idéznek elő az explantátumok növekedésében. Hatásos koncentrációjuk 10^{-2} és 10^{-9} g/ml között változik. Leggyakrabban 0,01–2 mg/l töménységben alkalmazzák a kísérletekben. A különböző eredetű (gyökér, szár) explantátumok nem egyformán érzékenyek ugyanazon auxin-koncentrációra, ami a serkentésen és gátláson túl morfogenetikus hatásban is megnyilvánulhat. Az IES (β-indolilecetsav) pl. a csicsóka kallusz-szövetén 10^{-7} g/ml koncentrációban sejtburjánzást, 10^{-6} töménységben gyökérregenerációt, 10^{-5} esetén sejtnövekedést, 10^{-4}-nél pedig óriássejt-képződést okozott. A cikória gyökérszövetén a NES 10^{-7} koncentrációja hajtásokat regenerált, ha ehhez IES-t is adtak, a rügyképzés elmaradt és csak kallusz-szövet képződött. Általában az alacsony auxinszintek rügyképződést, a magas szintek gyökérképzést okoznak. Az auxinok és az adenin együttes alkalmazása is morfogenetikus hatást váltott ki a növényi explantátumokon. *Skoog* és *Miller* (1957) vizsgálatai szerint a kinetin és IES különböző koncentráció-variációja is alkalmas morfogenetikus hatás kiváltására. A dohányszár kallusz-szövetén ugyanis a kinetin és IES 0 + 2,0 mg/l koncentrációban gyenge kalluszosodást, 0,02 + 2,0 mg/l-nél gyökérképződést, 0,2 + 2,0 mg/l-nél intenzív kalluszképződést, 0,5 + 2,0 mg/l töménységben pedig hajtásképződést okozott.

A kinetin (6-furfuril-amino-purin) hatásmechanizmusát csak napjainkban ismerték meg. A különböző növényi szervek fehérje- és nukleinsav szintjét tartja fenn azáltal, hogy az RNS-szintézist szabályozza. A sejtosztódásra csak IES jelenlétében hat; hatására a sejtek gyorsan osztódnak, de alig növekednek. Hasonló növekedést serkentő hatást tapasztaltak a pár éve izolált természetes és szintetikus triakantinnal, az 1,3-difenilureával és a 2-benztiazoliloxiecetsavval is. Ezeken az auxin-természetű anyagokon kívül a *Gibberella fujikuroi* nevű gombából előállított gibberellin anyagot is, amely különösen a törpe növésű növények növekedését serkentette, kipróbálták a növényi explantátumokon. Ezeken azonban csak kismértékű anyaggyarapodást idézett elő. Ugyanígy az ismert antibiotikumok közül is csak néhány (Penicillin, Oleandomycin, Bacitracin) serkentette némileg a steril növényi tenyészeteket (98. kép).

Egyes növényi kivonatok is növesztőleg hatnak a növényi tenyészetekre. Ezek rendszerint nem esszenciális feltételei a normális növekedésnek, hanem annak intenzitására, időtartamára hatnak. A kísérletek szerint a növényi explantátumok növekedésében hatásos anyagoknak bizonyult a kókusztej és a kókuszdió szilárd endospermiumának vizes kivonata; az élesztő- és malátakivonat; a kazeinhidrolizátum; a paradicsomlé; a vadgesztenye folyékony magbele; a kukorica folyékony endospermiuma; az éretlen alma- és barack-

termések kivonata; egyes gombák vízes szürlete stb. Ezeknél részint a bennük található auxin-természetű anyagokra vagy vitaminokra, aminosavakra, illetve a még közelebbről nem tisztázott ismeretlen hatóanyagokra vezethető vissza a serkentő hatás. A kísérletek általában azt mutatják, hogy a növényi részek gyarapodását – amely akár sejtosztódásra, akár sejttágulásra vezethető vissza – nem egy vegyület, hanem többnek a kölcsönhatása okozza. Ezért azután együtt alkalmazzák más vegyületekkel, amelyek szinergizmusba vagy antagonizmusba (egymást támogató vagy ellentétes hatásba) is kerülhetnek, ezért egyedi hatásuk, hatásmechanizmusuk részben még ismeretlen. Természetesen az alkalmazott koncentrációjuk, valamint a növény faja és az explantátum természete is befolyásolja az eredményt.

A növényi tenyészetekhez használt kivonatok közül leghatásosabbnak eddig a kókusztej bizonyult, amely egymagában is szövetgyarapodást idéz elő, de auxinokkal együttesen adva növesztő hatása szembetűnő. Aránylag tömény (10–30%) oldatban fejti ki hatását, amely friss állapotban, de autoklávozás után is megnyilvánul. Tehát a növekedésre ható anyagai hőstabilok, ezért tárolása nem nehéz ott sem, ahol a növény nem terem. A kókusztej növesztő hatása elsősorban a sejtosztódást kiváltó tulajdonságában keresendő, amit az is bizonyít, hogy a vele kezelt szövetek sejtjeinek súlya, térfogata csökken. Az auxin-természetű anyagok pedig inkább a sejttágulásra, súly- és térfogatgyarapodásra hatnak, ezért a kókusztej hatását jól kiegészítik. Öt-hat különböző hatású anyagfrakcióra bontották eddig, s az egyik hatásos frakció 1:3-difenilureának bizonyult, de leukoantocianineket is találtak benne. Ez utóbbi anyag a vadgesztenye endospermiumában is megtalálható. A kukorica tejes endospermiumában pedig főleg indolilecetsavas arabinozidot találtak, de nukleinsav származékok is előfordulnak benne, amelyek növekedést serkentő hatását magyarázzák. Egyes növényi kivonatok hatását jól szemléltetik *Steward* és *Shantz* (1956) eredményei a 26. táblázatban.

26. táblázat

KÜLÖNBÖZŐ KIVONATOK HATÁSA A NÖVÉNYI SZÖVETEK GYARAPODÁSÁRA

Tápközeg	Sárgarépagyökér kallusz-szövete			Csicsókagumó kallusz-szövete		
	Friss súly (mg)	Sejtszám (db · 10^3)	Sejtszám/μg	Friss súly (mg)	Sejtszám (db · 10^3)	Sejtszám/μg
Alaptápközeg	3,3	34,7	10,5	3,2	10,0	3,2
Alaptápközeg+kazein-hidrolizátum	10,3	33,2	3,2	6,5	7,1	1,1
Alaptápközeg+kókusztej (10%)	1046,3	4590,4	4,4	22,1	70,5	3,2
Alaptápközeg+kazein-hidrolizátum+2-benztiazolil oxiecetsav (2 ppm)	59,1	225,5	3,8	114,5	1084,1	9,5

A NÖVÉNYI EXPLANTÁTUMOK ALKALMAZÁSA

Az izolált növényi explantátumokat a már említetteken kívül számos tudományos probléma megoldásában alkalmazzák. Ezek közül néhányat tárgy szerinti csoportosításban az alábbiakban említünk meg.

Legrégebben és legtöbbször táplálkozási kérdések tisztázására állítottak be növényi kultúrákat. A különböző ionok, nyomelemek felvétele, hasznosítása, nélkülözhetetlensége; a különböző szénhidrátok és nitrogénforrások értékelése szinte csak a kontrollálható tenyésztési eljárások módszerének alkalmazásával vált lehetővé.

Több fejlődési, növekedési és anyagcsere-folyamat megismerésére ugyancsak ez a módszer adott lehetőséget. Így pl. a gyökérsejtek szerepét az alkaloidák, aszkorbinsav, aneurin riboflavin szintézisében, a gyökér és hajtás korrelációját a fejlődésben – explantációk révén ismerték meg. A sejtlégzési folyamatok pontosabb felderítéséhez, a gyökérsejtek exkréciós tevékenységének a megismeréséhez és méréséhez szintén ez a technika szolgáltatott anyagot.

A különböző hormonális anyagok, serkentők és gátlók hatásának tanulmányozására az izolált növényi részek a legjobb objektumok. Jórészt ezeken az anyagokon mint modelleken állapították meg az auxinok és vitaminok hatásmechanizmusát is. A rákos és normális növényi szövetek eltérő auxin-anyagcseréjét is izolált explantátumokon sikerült kimutatni.

Az ismert differenciálódási és morfogenetikus vizsgálatok egy része meg egyenesen lehetetlen lett volna a tenyésztési metodika nélkül. A rügyképzés determinációját, a rügyek által kialakult hisztogenetikus hatásokat; a szövetek, szövetrendszerek megalakulását, differenciálódását; regenerációs szövetalakulásokat; a növényi polaritások létezését és megjelenését; a szervek organizációját, mesterséges indukálását is sikeresen tanulmányozták növényi tenyészeteken.

A növénykórtan is sok értékes eredménnyel gazdagodott az izolált kultúrák révén. A növények rákos képződményeinek felismerése, egyes növények kalluszszövetének „auxin-habituációja" és a vele kapcsolatos morfológiai változások megismerése szintén csak ezekkel a steril tenyésztési eljárásokkal vált lehetővé. Egyes vírusok szaporodási feltételeinek és átlagos terjedési sebességének a megállapítására és bizonyos növényi károsítók (rozsdagomba, lisztharmat) életciklusának a tanulmányozására szintén e módszerek adtak alkalmat.

Genetikai célra is felhasználták a tenyésztés lehetőségét. A generatív keresztezések akadályát jelentő inkompatibilitást embriók mesterséges felnevelésével sikerült legyőzni. Mesterséges tenyésztéssel analizálni tudták pl. az embriót ért hatások két csoportját: az endospermiumból származókat és a külső környezetből eredőket. Egyes növényi szövetek, szervek, szervezetek herbicid rezisztenciáját és a herbicidek hatásmechanizmusát szintén steril vizsgálatokkal értékelik. Bizonyos növényi kártevő mikroorganizmusok fertőző képességének egzakt megállapítását is sterilen nevelt növényeken végezték el. Az egyetlen sejtből virágzásig felnevelhető növényekkel pedig egyrészt a növényi sejt totipotenciájának a problémája (ti. hogy egyetlen sejtből kifejlődhet-e az egész növény vagy sem) tanulmányozható sikeresen, másrészt ez a mód igen nagy lehetőségeket nyit meg a genetikai kísérletek előtt, mert lehetővé teszi tiszta öröklődési anyagok termelését és vizsgálatát.

Ipari célú explantátumok létesítésére is történtek kísérletek az utóbbi időben. A steril sejt- és szövettenyészetek kultúrában is megtartják szintetizáló tevékenységüket, sőt ez tápanyag-komplexonokkal (pl. vaskelát) vagy prekurzorokkal még fokozható is. Így pl. a maszlag gyökérgolyvás steril tenyészetében 500%-kal több hioszcin képződött, mint a gyökérben, és 300%-kal több tropán alkaloida keletkezett, mint az egész növényben – azo-

nos súlyegységre vonatkoztatva. Azután irányított szintézist értek el a dohány szövetében az IES és kinetin különböző koncentrációinak változtatásával a szkopolin és szkopoletin alkaloidák esetében. Bizonyos ipari alapanyagok ilyen módon való termelése olyan növényi anyagoknál válhat rentábilissá, ahol a honosítási és termesztési nehézségek számottevők, illetve amelyeknél az irányított szintézis vagy anyagdúsítás lehetősége is fennáll. Amennyiben az explantátumok alkalmazási módja az utóbbi területre is általánosan kiterjeszthetővé válik, valószínűleg a gombák (baktériumok) és algák termelésében bevált ipari fermentációs módszerekhez hasonló eljárások indulnak meg. Ebben az irányban csak nemrégen kezdődtek meg a kísérletek, éspedig elsősorban elméleti kérdések tisztázása céljából, de gyakorlati eredményeik elé is nagy várakozással tekintünk. Ilyen pl. a napjainkban hazánkban is megindított meriklonos növényszaporítás, amellyel nehezen és lassan szaporítható orchideák tenyészőcsúcsából szövettenyésztéssel rövid idő alatt nagy tömegű (több ezres) kiültethető növénykéket lehet előállítani.

Az izolált növényi sejtek, szövetek, szervek és szervezetek sikeres tenyésztésével új módszer született a növények anyagcseréjének vizsgálatára. Általa olyan vizsgálatok váltak lehetővé, amelyek eddig megvalósíthatatlanok voltak. Időtől, helytől függetlenül reprodukálható és kontrollálható kísérletek hajthatók így végre, amelyek eredményei megfelelő értékeléssel az intakt növény anyagcseréjére is jellemzők. A növényélettannak szinte minden területén – táplálkozás, növekedés és fejlődés, légzés, patológia, genetika stb. – alkalmazhatóvá váltak az explantátum-kultúrák. Történtek probálkozások nagy tömegű sejt- és szövetanyag előállítására is, amellyel iparilag hasznosítható anyagok termelése is lehetővé válhat. Az izolált növényi részek tenyésztésével olyan új módszert nyert a növénytan, amellyel alapvető elméleti és gyakorlati kérdések tisztázását érhetjük el, és egyúttal egy új tudományág is kezdődik a növényélettanban.

STATISZTIKAI MÓDSZEREK BIOLÓGIAI VIZSGÁLATOKBAN

Az utóbbi 50 évben a matematikai statisztika egyik részterületén a „kísérletek tervezése" (design of experiments) önálló tanná fejlődött. Helyzete, jelentősége, elvi alapja és alkalmazása a legtágabb értelemben vett biológia elméleti és technológiai területén az alábbiakban foglalható össze.

A TERMÉSZETTUDOMÁNYOS MÓDSZER

AZ INDUKCIÓ ÉS DEDUKCIÓ

Természettudomány akkor keletkezett, amikor néhány gondolkodó elhatározta, hogy a jelenségeket nem mentegetni, hanem tisztelni kell. Tudománnyá valami módszere révén válik. Tudományos módszer nélkül egyik igaz állítás sem tudományos eredmény, még akkor sem, ha jelentősége éppen valamely tudományágban nagy. *Rundfeldt* a tudomány fejlődésében három szakaszt különböztet meg: az ókori görögök *„spekulatív"*, az újkori *„kísérleti"*, és végül a modern *„statisztikai"* munkamódszert. A biológiában a *tiszta spekulatív módszer* sok téves eredményre vezetett, bár nélküle a modern természettudomány alighanem más jellegű lett volna. A kísérleti módszer – *Galilei* értelmezésében – ma is fontos a jelenségek vizsgálatában mint *igazoló kísérlet*, elsősorban fizikai problémák megoldásában. A *statisztikai módszer* kitűnő példája *Semmelweis* eljárása.

Semmelweis higiéniai elképzelései, bármilyen zseniálisak is voltak, csak akkor váltak tudományos eredménnyé, amikor tudományos módszerrel beigazolódtak. A gyermekágyi láz bakteriológiai okozóiról mit sem tudott. Kollégái ellenállásának a leküzdésére folytatott kísérleteivel közvetlenül nem igazolhatta álláspontját, mivel a higiénia bevezetésével is haltak meg asszonyok gyermekágyi lázban. A halálesetek száma azonban 25-ről 3%-ra zuhant, és *Semmelweis,* aki ezt a számot elég nagy „mintából" számította ki, az eredményt saját következtetései statisztikai igazolásának tekinthette.

Elfogadható elméletek és általános törvények eléréséhez F. *Bacon* és K. *Pearson* „induktív-deduktív" módszere vezet. Ennek lépései:

a) tények gyűjtése,
b) a hipotézis vagy elmélet megformulázása (indukció),
c) dedukció ellenőrizhetően igaz hipotézisekből vagy elméletekből, és
d) a dedukciónak új megfigyelésekkel és kísérletekkel való igazolása.

Ez az eljárás spirálishoz hasonlít, amely mind tágabb és tágabb területre terjed. Technikailag ez a módszer a lépések körforgalmából áll (366. ábra). *Jordan* szép példáját említette 1928-ban a tudományos szemléletek változásának, amely az újabb és újabb tapasztalatok következtében *Ptolemeus* geocentrikus rendszerétől kezdve, *Copernicus* heliocentrikus rendszerén át *Newton* gravitációs törvényéhez vezetett, amelyre *Einstein* még általánosabb szabályt adott relativitás-elméletével. A természettudomány – fejlődésének egyetlen véges időpontjában sem ígér végleges megoldást. *Darwin* a példája annak, hogy az egyéni tudományos munka sem mentes ilyen szakaszosságtól: leszármazási elméletével dél-amerikai útja után folyamatos megfigyeléseket, összehasonlításokat tett.

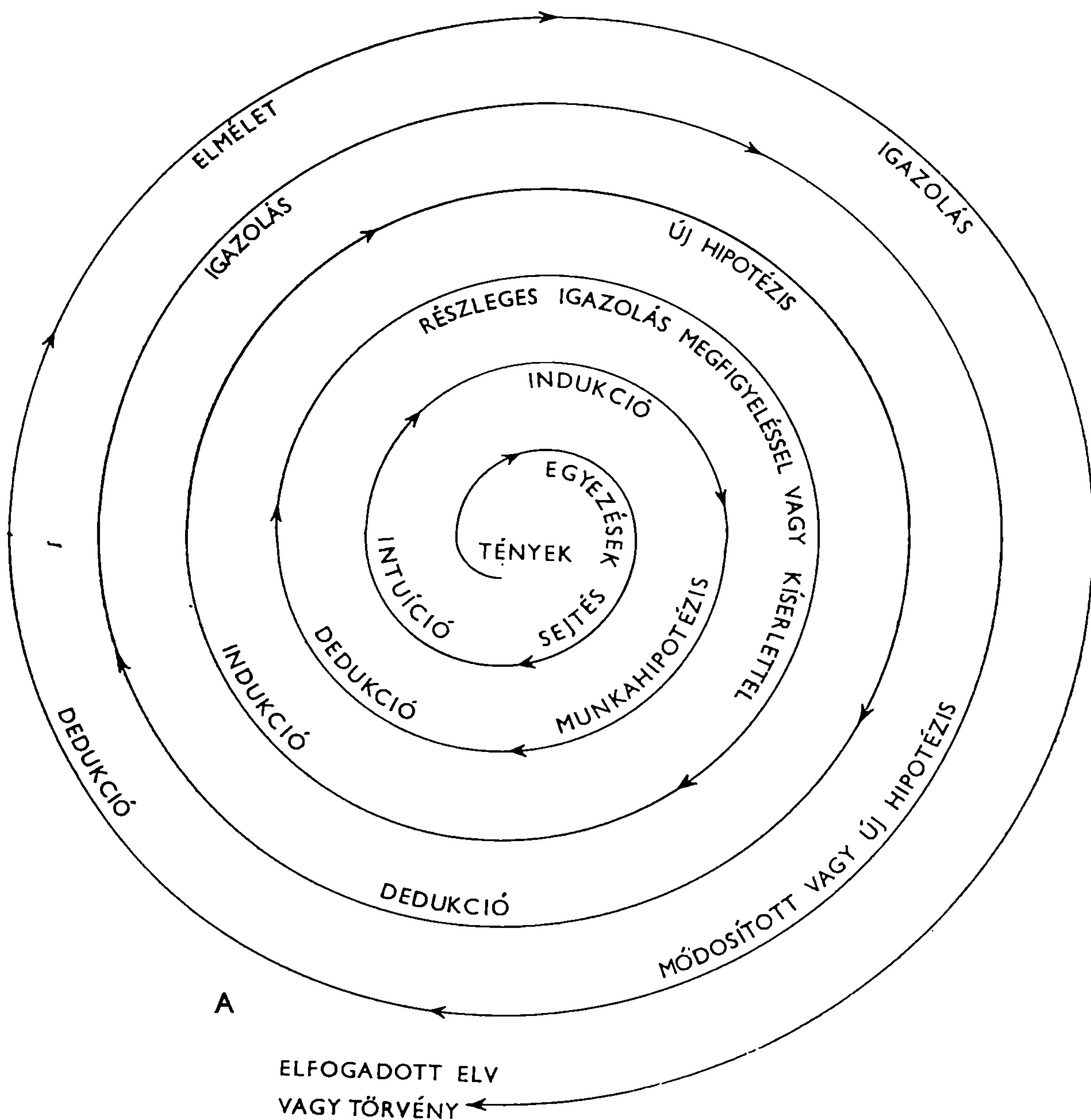
A MATEMATIKA ÉS A STATISZTIKA SZEREPE

A matematikának feladata a biológiában: a kísérleti eredmények értékelése és összehasonlítása, valamint a tapasztalt összefüggések formába öntése. A matematika a statisztikán és a matematikai biológián át hat a természettudományra. Az elméleti *matematikai biológia* metodológiája főleg differenciál-egyenletekkel, az anyagcsere-folyamatok kvantummechanikai szempontjaiból levezetett fizikai elméletével, mechanizmusokat elemző rendszerekkel és az érzékszervek közléskapacitásával foglalkozik. Az alábbiakban ennél szűkebb tárgykört, a kísérletek és megfigyelések statisztikáját vizsgáljuk.

A *statisztiká*nak a tudományos módszer körforgalmában két helyen van szerepe: az észleletek gyűjtésében, valamint az észleleteknek az elméletileg előrejelzett anyaggal való összehasonlításában. A statisztika nem tud saját magától új tudományos elméleteket felállítani, kivéve az olyan tárgyú területeket, amelyeknek sajátos, statisztikailag megfogalmazott, logikai elméletük van. Ha nem kíséri valamilyen deduktívan levezetett elmélet, akkor a statisztika csak ún. „tapasztalati törvényeket" adhat, amelyek alól azonban azonnal fogunk kivételeket találni, mihelyt a törvényt felállítottuk.

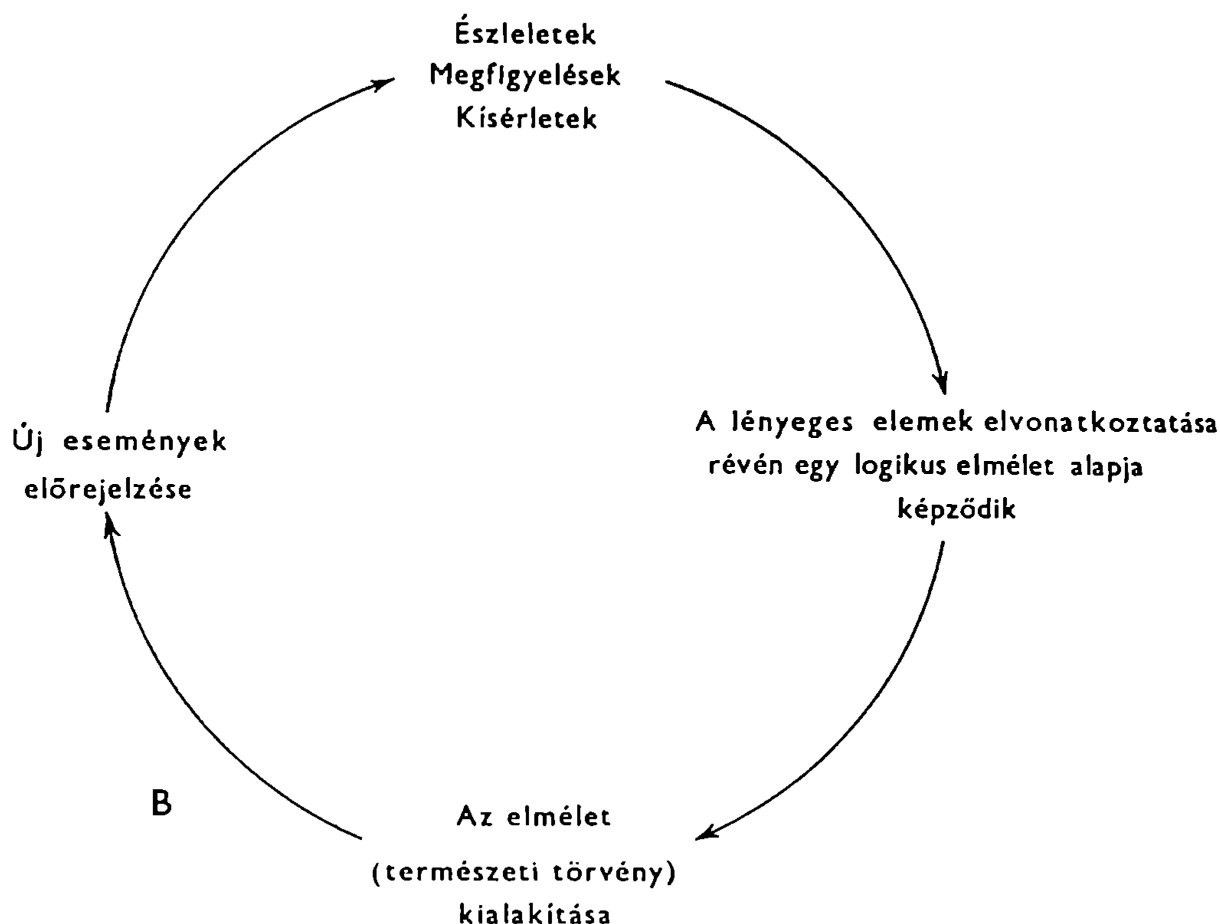
„Némely tudományágban – írja *Jordan* –, pl. a termodinamikában, kémiában, asztronómiában annyira sikerült általános törvényeket felállítani, hogy összes megfigyeléseinket néhány alapelvből kiindulva megmagyarázhatjuk, s belőlük a többi szabályt dedukció segítségével levezethetjük. Az ilyen tudományokban statisztikai megfigyelésekre csak teljesen új törvényszerűségek felkutatásához van szükség. Más tudományágakban, mint pl. a meteorológiában, a biológiában, a közgazdaságtanban stb. eddig még csak a statisztikai megfigyeléseknél tartunk, csak kevés és tökéletlen szabály áll rendelkezésünkre, úgyhogy azokból jövő egyes jelenségekre csak kis valószínűséggel következtethetünk." Kivétel ez alól a biológia egyik legújabb ágának, a genetikának a fejlődése, amely példája a statisztikailag megformulázott, sajátos logikai elmélet kialakulásának. *Mendel* a jelenségek kísérletes (statisztikai!) analízisével kapott öröklési szabályait *Boveri* és *Sutton* 1902-ben okozatilag is meg tudták magyarázni a kromoszómák magatartása alapján. Ezzel a kísérleti örökléstan és a sejttan szintetizálódtak. Az öröklés kromoszóma-elméletét az első világháború előtt *Morgan* és mások olyan nagyszámú kísérlettel igazolták, hogy azok alapján messzemenő előrejelzéseket lehetett tenni. A faktor-kicserélődés *(crossing-over)* közvetlen bizonyítását csak később adta meg *Stern*.

A tudomány feladatkörének megállapítása szempontjából a „kísérlet" szó döntő. Azok a kérdések, amelyekre nem kaphatunk tervszerű megfigyelések segítségével választ, nem tartoznak a természettudomány birodalmába. Természetesen ennek ellenére még igazak lehetnek.



A KÍSÉRLETEZÉS FOGALMA

Köznapi értelemben az ismeretlen újra való törekvés, ismételt próbálkozás: kísérletezés. Mindig felismerhető a cél megvalósításának szándéka, de a végrehajtás nem mindig tervszerű, a kísérlet kimenetele pedig bizonytalan, legtöbbször valószínűtlen. A *művészetekben* az első alkotást vagy a műfajban tett újszerű törekvést nevezik kísérletnek. Ez mindig



366. ábra. A – a természettudományos módszer *általános sémája Salamon* és *Hanson* (1964) nyomán; B – a természettudományos módszer *technikai lépéseinek* körforgalma *Kempthrone* (1952) nyomán

eredménnyel jár, tekintet nélkül arra, hogy az új irány elterjed-e vagy sem. A *jogtudományban* a kísérlet olyan cselekmény, amellyel a tettes a kérdéses bűntett végrehajtását megkezdte, de be nem fejezte. Szándék, cselekmény van, de eredmény nincs; például a sikeres gyilkossági kísérlet már nem kísérlet, hanem gyilkosság. A *természettudományokban* mást jelent a kísérlet, mint más tudományokban, művészetben vagy a köznapi életben. Ennek jellegzetessége a célratörő szándék, a körülmények tervszerű megteremtése, és a kérdésfeltevés megválaszolásának kikerülhetetlensége.

Az iskolai tanulmányainkból ismert *szemléltető, oktató, bemutató célú kísérletek* a megismertetés eszközei. A kísérlet – hacsak a kísérletező nem követ el műhibát – elkerülhetetlenül és egyértelműen eredményes. A szorosan vett természettudományos munkában kétféle kísérlet van: igazoló kísérlet és statisztikai kísérlet.

Deduktív tudományágakban (elméleti fizika és kémia) elsősorban az *igazoló kísérlet*et használják elméletileg levezetett következtetések tapasztalati igazolására (*Eötvös* kísérlete, *Michel* és *Morisson* kísérlete, fiziológiai kísérletek). A XIX. század második felében elterjedt kísérletezési elv a következő: „A kísérlet során a tudós arra törekszik, hogy olyan feltételeket teremtsen, amelyek között a megvizsgálandó jelenséget lehetőleg kevés tényező

zavarja, hogy pontosabb megfigyeléseket és méréseket lehessen végezni, mint ahogyan az természetes körülmények között lehetséges." Ez az eljárás elkerülhetetlenül a vizsgált hipotézis igazolását vagy nem igazolását eredményezi. Fontos változata a *vetélkedő hipotézisek közötti döntés (crucial experiment)* módszere, pl. *Pascal* kísérlete *Torricelli* hipotéziséről; *Foucault* és *Fizeau* kísérlete a fény terjedési sebességének a mérésére; *Pasteur* kísérlete a levegőből a kémcsőbe jutó mikroorganizmusok igazolására. Az igazoló kísérlet az igazolandó, logikai dedukció révén levezetett elmélethez alkalmazva esetről esetre alakul; konkrét módját a szakkutató határozza meg.

Általánosabb érdekességű a *statisztikai kísérlet.* Tapasztalati tudományokban (biológia, orvostudomány, meteorológia, mezőgazdaság stb.) a tudományos megismerés egyetlen módszere a tapasztalat. Új törvényszerűségek felkutatásában, de elméletileg levezetett következtetések tapasztalati igazolásában is gyakran szükséges a statisztikai módszer. A statisztikai kísérletek sajátos tudományos elméletét „kísérletek tervezése" címmel foglalják össze. A szabályok a matematikai statisztika alapján állnak, és elméleti feltételeknek megfelelő modelleket (kísérleti elrendezések stb.) adnak. E feltételek teljesülése esetén a kísérlet elkerülhetetlenül eredményre vezet. A kísérlet reális eredménye azon múlik, hogy a konkrét vizsgálat biológiai körülményeire mennyire volt alkalmazható az elméleti modell; a sajátos biológiai feltételek mennyiben feleltek meg a kísérlet-elmélet matematikai követelményeinek. A *biometria feladata,* hogy a matematikai követelmények és a kísérleti körülmények megfelelésének teljesülésére ügyeljen. A végrehajtott kísérlet a kérdésfeltevésre feltétlenül választ ad, amely kvantitative rendkívül különböző értelmű lehet.

A FIZIKAI ÉS A BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK TÉMÁINAK ELTÉRŐ JELLEGE

A „kísérletek tervezése" a biológia és a biológián alapuló tudományágak témakörében a kutatás alapja, nélkülözhetetlen azokban a tudományágakban, amelyek az élővilág jelenségeihez hasonló tulajdonságú dolgokkal foglalkoznak (közgazdaságtan, meteorológia, pedológia), végül alkalmazzák fizikai vagy természetében ahhoz hasonló jelenségekkel foglalkozó témakörökben is. A fizikai és a biológiai világ jelenségei közötti alapvető különbség az oka annak, hogy a biológiai kutatás annyira a statisztikára támaszkodik.

A fizikai dolgoknak határozott méretük van (az átlag „valóságos"); a biológiai alapsokaság (populáció, univerzum) elemei különböző méretűek (átlaguk „elméleti").

A fizikai dolgok mérésekor elkövetett hiba a mérés hibája; a biológiai alapsokaság elemeit mérve egy biológiai változékonyságból és a mérési hibából összetevődő ingadozást kapunk.

A fizikai dolgok általában teljesen megmérhetők; a biológiában rendesen szinte „végtelen" nagy alapsokaságot tanulmányozunk, amelynek valamennyi eleme sokszor meg sem mérhető.

Ha nagyszámú adattal dolgozunk, és ezeket célszerű redukálni, matematikára van szükség (leíró statisztika).

Olyan összefüggésekre, amelyek közvetlenül nem mérhetők, csak matematikai-logikai módszerrel következtethetünk.

A fizikai és biológiai alaptípus között átmenetek vannak. Az Adriai-tenger középszintje pl. témájánál fogva inkább fizikai, természeténél fogva pedig inkább biológiai tulajdonságú jelenség.

Galilei szavaival: „Mérjük, amit meg lehet mérni, és tegyük mérhetővé, ami eddig nem volt mérhető!" Az alapadatokat jelentő szám természetesen nemcsak mérés, hanem számlálás vagy bizonyos állapotjelző érték (bonitálási érték) is lehet.

TÖBBVÁLTOZÓS ELEMZŐ MÓDSZEREK

A többváltozós analízis számos statisztikai eljárást foglal magában, amelyekkel együttesen tanulmányozható számos változó, hogy amennyire lehetséges, megismerjük egészüknek összefüggő, komplex rendszerét. A különböző szakmai problémák sajátos logikai feltételeinek megfelelően különböző technikai elemző szisztémák alakultak ki. Ezek egységes definiálása komplikált matematikai feladat, s még kimerítő felsorolásuktól is eltekintünk. *Williams* (1959) ezeket az eljárásokat „Regresszió analízis" címmel foglalta össze. A többváltozós módszerek egymással több tekintetben kapcsolatban vannak. A *regresszió-számítás* és a *korrelációs-számítás* összefüggése közismert. A *VA* a regresszió eseteként fogható fel. A *VA* és az *RA* kapcsolatából alakult a *KOVA*. A korreláció, regresszió, *VA* és *KOVA* eljárásai a kísérletező mindennapi fegyvertárába tartoznak. A *diszkriminancia analízis* a kísérletek *KOVA*-én, míg a *path analízis* korrelációs rendszereken épül fel. A *faktor analízis* névvel jelölt különböző eljárások a többváltozós elemző módszerek szélső esetei.

Komplex dolgok megkülönböztetése (DA); „távolságok" becslése elkülönítés céljából *(generalized distance function);* a variancia analízis kiterjesztése sokváltozós esetre *(MANOVA – multivariate analysis of variance);* a független szignifikáns paraméterek minimális számának meghatározása egy adott összességben (FA); és két rendszer közötti többváltozós korrelációk természetének analízise – ezek azok a típusproblémák, amelyek megoldására e statisztikai módszereket kifejlesztették. Közvetlenül alkalmazhatók minden összehasonlító problémára, tartozzon az akár az összehasonlító fiziológiához, összehasonlító biokémiához, vagy az egyedi fejlődés, ill. evolúció tárgyköréhez. Felhasználhatók természettudományos törvény (funkció, függvény) és szerkezet (struktúra) megállapításánál. Törvényeken a természettudományban nem szükségszerűségeket kell érteni, hanem „törvények megállapításán" bizonyos faktoroknak (tényezőknek) a hatásaival való foglalkozást értünk. A szerkezet megállapítására jó példa genetikai és társulási struktúrák vizsgálata. A sokváltozós osztályozás és elemzés kvantitatívan megoldásokat ad e technikák valamelyikével.

Ma már a többváltozós elemző módszerek eléggé megállapodottak és elterjedtek, ezért kézikönyvek is *(Goulden, Rao)* ismertetik. Mindennapi alkalmazásukat a kísérletezésben mind nagyobb mértékben felhasznált elektronikus számítógépek teszik lehetővé.

REGRESSZIÓ ANALÍZIS (RA)

Először F. *Galton* használta a „regresszió" kifejezést bizonyos öröklésmeneti viszonyokra. Ma általában a következőket jelenti. Ha az y változó két elemből (egy változó és egy szisztematikus elemből) áll, vagyis ha

$$Y = f(X) + e,$$

akkor az y regressziója X-en az alábbi:

$$Y = f(X),$$

ahol feltételezzük, hogy e várható értéke nulla. E definíció érvényes akkor is, ha X nem egyetlen változó, hanem a változók (X_1, X_2 stb.) csoportját jelenti.

Abban a sajátos esetben, ha az X maga egy változó értékével adva van, akkor az y-nak x-en való regresszióján azt értjük, hogy mennyire függ egy adott x-hez tartozó y átlagos értéke a megfelelő x-től:

$$E(y\ x) = f(x).$$

Az $f(x)$ leggyakrabban vizsgált formája a polinom, ennek sajátos esete a lineáris függvény (egyenes):

$$Y = b_0 + b_1 \cdot X,$$

vagy (p változó esetén) a p-változós lineáris függvény:

$$Y = b_0 + b_1 \cdot X_1 + \dots b_p \cdot X_p.$$

Az ilyen kifejezések regressziós egyenletek. Az X változókról azt szokták képzelni, hogy azok okozati tényezők, és „független" változóknak nevezik, míg az y-t „függő" változónak. A statisztikus ugyanezeket a szavakat használja, de nem teljesen ebben az értelemben. A függő változó az, amelyiknek értékei véletlenszerűen oszlanak el a regressziós függvény körül úgy, hogy *várható* értékük a független változó *megfigyelt* értékének valamilyen függvénye. Nem feltétel, hogy a független változók eloszlásának véletlenszerűnek kell lenni; a független változó lehet fix vagy bizonyos szempontból kiválasztott. Ezért bár statisztikai értelemben a független változó definíciójában nem foglaltatik az, hogy okozati, mégis sokszor úgy választják meg e változókat, hogy a statisztikai és a szakmai definíciók megegyeznek. A *regressziós görbe* a 2-változós, a regressziós felület (pl. *hatásfelület)* a többváltozós regressziós egyenlet diagramban való ábrázolása.

Többszörös regressziónak a függő változó egynél több „független" változóra vonatkozó regresszióját nevezzük. G. U. *Yule* terjesztette ki a regresszió fogalmát több változóra. A fenti formulákban *b regressziós koefficienst* jelent. A többváltozós regressziós egyenletben egy független változó regressziós koefficiense *parciális regressziós koefficiens.* Azért parciális, mert értéke eltér attól a koefficienstől, amelyet akkor kapnánk, ha a többi független változót figyelmen kívül hagyva, a függő változónak csak erre az egyetlen független változóra vonatkozó *egyszerű regresszió*ját számítottuk volna ki.

KORRELÁCIÓ (K)

A mennyiségi vagy minőségi adatok közötti összefüggés: *asszociáció* vagy *korreláció*. Ebben az értelemben e fogalmak magukban foglalják a két csoportba osztott minőségi tulajdonságok asszociációját és a többszörös osztályozású mennyiségi tulajdonságok kontingenciáját is. A fogalom meglehetősen általános, és több mint két változóra is kiterjeszthető.

Korreláció alatt szűkebb értelemben leggyakrabban a „szorzatmomentum" korrelációt értik:

$$r = \frac{\text{kovariancia}\,(x, y)}{\sqrt{\text{var}\,(x) \cdot \text{var}\,(y)}},$$

ahol r = a *korrelációs koefficiens*, a számláló a két (x és y) változó első szorzatmomentuma (azaz *kovarianciája*), a nevező pedig a két változó varianciáinak geometriai átlaga.

A *többszörös korreláció* a „függő" változó és a többváltozós regressziós egyenlet értékei közötti szorzatmomentum-korreláció. A többszörös korrelációs koefficiens, amelynek jele: R (rendszerint négyzete használatos), a regressziós egyenes reprezentációs közelségét méri, és úgy tekinthető, mint a korrelációs koefficiens maximuma a függő változó és valamennyi többi (két vagy több független) változó között. Többváltozós rendszerben két változó közötti *parciális korreláció*val egy vagy több más közreműködő változó befolyásának korrelációra gyakorolt hatását küszöböljük ki azzal, hogy azokat fixen, konstans szinten tartjuk.

VARIANCIA ANALÍZIS (VA)

A variancia a szórás (standard eltérés) négyzete, a gyakorisági eloszlás aritmetikai átlagtól számított második momentuma. Számítástechnikailag egy minta adatainak (x) varianciája az átlagtól ($\bar{x}$) való eltérések négyzetösszegének (ss) és a szabadságfokoknak (nem az észlelések számának!) hányadosa, ahol:

$$ss = \Sigma\,(x - \bar{x})^2.$$

A becslés alapjául szolgáló „*mean square*" (ms) az alábbi:

$$ms = \frac{ss}{\text{szabadság fok.}}.$$

Az észlelések egy csoportjában tapasztalható összes változékonyság, amelyet az átlagtól való eltérések négyzeteinek összegével (ss_{total}) mérünk, bizonyos körülmények között komponenseire különíthető. E komponensek a változékonyságnak azon meghatározott okaival függenek össze, amelyeket az észlelések osztályozásának kritériumaiul használtunk (blokk, kezelés), m-irányú osztályozás esetén. Máskor nem egyenrangú csoportokra osztjuk a kísérlet anyagát, hanem bizonyos egységeket alkotva azok alegységeit alakítjuk ki (hierarchikus osztályozás). Harmadik esetben olyan csoportokat alakítunk ki, amelyek nem függetlenek, közöttük *interakciók* lehetségesek (faktoriális kísérletek analízise). A variancia analízis célja, hogy a kezelés, ill. faktor-kombinációk közötti véletlennél

nagyobb változékonyságot felfedezze, és hogy a maradék hibát megállapítsa. A *VA* szigorú értelemben véve inkább az eltérésnégyzetek (*ss*-ek), mint a varianciák analízise. A statisztika (mintavétel, kísérleti elrendezés, regresszió stb.) több alapvető feladata *VA* formájában oldható meg.

A *VA* feladata az eltérésnégyzetek felbontása olyan részekre, amelyek az észlelt alapadatok csoportosításának megfelelő osztályok (vagy alosztályok) közötti változékonyságnak tulajdoníthatók. Ha azok a változók, amelyek az egyes osztályokat meghatározzák, „fix"-ek, azaz, ha valamennyi osztály minden körülmények között a konkrét esetnek megfelelően szerepel, akkor az *ss*-értékeknek alkotórészei megadják (az *ms*-eken keresztül) az osztályok különbségének nagyságát és azt a terjedelmet, amellyel azok eltérnek a maradék *ms*-től. Ezzel válik lehetővé annak a tesztelése, hogy e különbségek okozták-e az eredményt.

A másik, gyakran használt modell az osztályozás alapjául szolgáló változókat egy tágabb osztályozásból kiválasztott „mintának" tekinti, mintha azok maguk is változékonyak volnának. A *VA* során kiszámított *ms*-nek a várható értéke felhasználható az osztályozás alapjául szolgáló változékonyság varianciáinak becslésére. Például 2 irányú osztályozásnál, ahol *r* sor, *c* oszlop, és minden egységben *k* tag szerepel, az additív sor és oszlophatásokat kifejező *matematikai modell* szerint az *x* észlelet az alábbiakból adódik:

$$x_{ij} = a_i + b_j + (ab)_{ij} + e_{ij},$$

ahol: $i = 1, 2, \ldots r$; és $j = 1, 2, \ldots c$. A *VA* becsült *ms*-ei a következők:

Sorok	$\sigma_e^2 + k \cdot \sigma_{ab}^2 + k \cdot c \cdot \sigma_a^2$
Oszlopok	$\sigma_e^2 + k \cdot \sigma_{ab}^2 + k \cdot r \cdot \sigma_b^2$
Interakció	$\sigma_e^2 + k \cdot \sigma_{ab}^2$
Maradék	σ_e^2,

ahol σ_a^2 például az a_i varianciája. A különböző σ^2 -eket az *x* különböző *variancia-komponenseinek* nevezik. Értéküket a becsült és az észlelt *ms*-ek egyenlővé tételével becsülik meg.

KOVARIANCIA ANALÍZIS (KOVA)

Ez a *VA* kiterjesztése arra az esetre, amikor az osztályokba eső tagokra egynél több változó (tulajdonság) értéke vonatkozik. Sajátos esete, amikor e változók egyikét választjuk „függő" változónak (adatok kiigazítása). Ekkor azt kérdezzük, vajon e tulajdonság osztályok közötti változékonysága mennyiben függ az osztályhatásoktól vagy a másik, az osztályok között szintén változó tulajdonságtól. A *KOVA* ezt a kérdést úgy oldja meg, hogy megvizsgálja a függő változónak a másik változóra vonatkozó regresszióját és e regresszióknak (vagy ezzel egyértelműen: a kovarianciáknak) osztályok közötti változékonyságát. A számításmenet a variancia analízis és a regressziószámítás kombinálásából adódik. Az eredetileg tanulmányozni kívánt tulajdonságnak egy másik (okozati vagy értelmező) változóval való kiigazításának sokféle alkalmazása van (kísérleti állatoknak azonos kiindulási súlyra való kiigazítása, hiányzó parcellák, tőhiányok korrekciója stb.). A *KOVA* sajátosan alkalmazható hipotézisek vizsgálatánál. Ha például azt vizsgáljuk, hogy a változók „csoportok

közötti" változékonysága e változók egyikének vagy néhányának tulajdonítható-e, a probléma a diszkriminancia analízis eljárására vezet.

DISZKRIMINANCIA ANALÍZIS (DA)

Ennek feladata az osztályozás problémájával kapcsolatos. Az egyedet, amely *k* populáció (rendszerint genetikai értelemben vett alapsokaság) egyikéből származott, minimális hibával a helyes populációba kell helyezni. Ennek a munkának az alapja rendszerint az egyed több tulajdonságának és nagyszámú, ismert származású egyedek ugyanezen tulajdonságainak hasonlóságán alapszik. Az e célból alkalmazott megfigyelések függvényét „diszkriminancia függvénynek" nevezik. Ez előírja, hogyan kell a változók egy csoportját úgy kombinálni, hogy összegük a legnagyobb különbséget adja a populációk között. A diszkrimináció problémája alapvető – nemcsak a taxonómiában, ahol két populációt vagy fajtát kell megkülönböztetni, hanem az orvosi diagnosztikában is (betegségek megkülönböztetése) és a professzoroknál, akik egyetemre választanak jelölteket. A genetikailag kívánatos típusok kiválasztására szintén a diszkriminancia függvényt használják *(szelekciós indexek)*. A *DA* alkalmazását kísérleti elrendezésekből nyert adatokon *Finney* (1952) mutatja be.

PATH ANALÍZIS (PA)

Ez a *Wright* (1918) által ajánlott módszer a többszörös regressziós analízissel kapcsolatos. Elsősorban olyan összefüggéseket vizsgál, amelyek nem kölcsönösek, mint a korreláció, hanem okozatiak, egyirányúak. *PA* esetében azt vizsgáljuk, hogy mi a hatása az egyik változónak a másikra, ha valamennyi többi változó konstanson van tartva. A *PA* tehát parciális, a *RA* viszont totális származékokkal foglalkozik. Mindegyik *path-koefficiens* standardizált változók függvénye és a függő változó változékonyságának (standard eltérésének) azon frakcióját méri, amelyért látszólag a kijelölt változó (hatótényező) felelős.

FAKTOR ANALÍZIS (FA

A *FA* (nem tévesztendő össze a faktoriális kísérletek analízisével) valamennyi változó közötti rész-korreláció ismeretében a változóknak egy olyan súlyozott összetételét keresi, amely az „ismérv" legjobb előrejelzését adja. A többszörös korrelációnak is ez a feladata, a *FA* azonban először csoportosítja a változókat. Így kiküszöbölhető az olyan változók szerepeltetése, amelyek nem természetesek. A *FA* a *DA* ellentéteképpen a változók szintézise. A valódi független változókat keresi, a valódi funkcionális egységeket, vagyis a függetlenül tevékenykedő hatásokat. Kiválasztja az olyan lényeges, nagy befolyásokat (szignifikáns változókat), amelyek között szabályszerű vonatkozások vannak. A *FA*-t kezdetben a pszichológiában, az utóbbi években pedig talajtermékenységi, üzemgazdasági és közgazdasági problémák megoldására is alkalmazzák. Vizsgálták vele gyepek botanikai összetételét is.

FAKTOROK KIVÁLASZTÁSA

A POLIFAKTORIÁLIS SZEMLÉLET

Az egzakt tudományok klasszikus felfogása szerint a vizsgált jelenséget egyetlen tényező változtatásával a többi állandósága mellett (*ceteris paribus* elv) kell vizsgálni. A biológiában és a mezőgazdaságban ritkán alkalmazhatunk olyan modelleket, amelyeknél fel kell tételezni egy kivételével valamennyi hatótényező változatlanságát. A véletlen-hibát (kísérleti hiba, maradék hiba) nemtudásunk, ill. az ismeretlen mértékének tekintjük. Amikor R. A. *Fisher*, majd F. *Yates* és mások kidolgozták a statisztikai kísérlet alapelveit és a faktoriális kísérletek módszerét – a tendencia mindinkább a sok tényezőt képviselő kezelések sokaságának a beállítását és a vizsgált faktorok hatásmódjára vonatkozó paraméterek becslését célozta.

Egytényezős (monofaktoriális) kísérletről beszélünk, ha a kísérlet kezeléseit egyetlen tényező (pl. fajta, vagy vegyszer, vagy adagolási idő) változatai vagy különböző dózisa (szintje) alkotja. *Faktoriális* (polifaktoriális, többtényezős) a kísérlet akkor, ha több tényező különböző szintjeinek kombinációit állítjuk be kezelésként a kísérletbe. Elv az, hogy *a tényezők különböző szintjeinek valamennyi lehetséges kombinációját* állítsuk be a kísérletbe. A belső ismétlés miatt állítsunk a faktoriális kísérletekbe inkább több fokozatot (szintet, dózist) kevés ismétlésbe, mint kevés faktoriális szintet sok sorozatba.

A 30-as évek óta számos faktoriális és quasi-faktoriális elrendezést alakítottak ki. Azzal, hogy egyetlen kísérletbe mind több és több kezelést (faktorkombinációt) állítottak be, egy-egy ismétlés nagy területet igényelt. Mivel a blokkok közötti hatással a külső körülmények zavaró hatását (heterogenitását, inhomogenitását) már nem lehetett jól kiküszöbölni, a „keverés" *(confounding)* módszeréhez folyamodtak, alkalmazván azt a hipotézist, hogy a magasabb rendű interakciók nullák, és termőhelyi különbségekkel keverhetők.

E módszertani lehetőségek miatt a polifaktoriális kísérletek jelentősége állandóan növekszik, sőt *Finney* (1959) azt tanácsolja, hogy a vizsgálatokba vonjunk be lehetőleg minél több tényezőt. Kétségtelen, hogy az élő szervezetek vizsgálatában a számtalan, összefüggő, hasonló súllyal ható tényezők komplex, párhuzamos megfigyelése elkerülhetetlen. Először mindenesetre a faktorok teljes kombináció-rendszerének beállítására kell gondolni. Néhány faktor esetén ez végre is hajtható, ha a szintek száma is kevés. Sok faktor esetén a ‚keverés", a *„frakcionált ismétlés"* és a *„composite and rotatable design"* adta lehetőségeket s figyelembe kell venni. Az utóbbiak az optimális faktorkombináció kikereséséhez nyújjanak segítséget.

A FAKTOROK

Adatszerzéskor figyelemmel kell lenni minden olyan tényezőre (faktorra), amely az eredményt lényegesen befolyásolja. A szaktudomány szempontjai – és nem a statisztikus – dönti el, hogy milyen tényezőket kell szerepeltetni. A tényezők mennyiségi (kvantitatív) és minőségi (kvalitatív) faktorok lehetnek (27. táblázat).

Egy *mennyiségi faktor* szintjei jól definiált, folytonos változó értékeinek tekinthetők, számszerű mennyiségek. A kísérleti kezelések szintjeit önkényesen választhatjuk meg, de általában az egyenlő közű dózisok előírása célszerű (0-, 1-szeres, 2-szeres... stb. dózis).

27. táblázat

A tényezők osztályozása

A tényező típusa	Mezőgazdaság	Biológia	Fizika, kémia és meteorológia
Mennyiségi (folytonos) változó:	Trágyaadag Öntözővíz mennyiség Kezelés alkalmazásának időtartama és időpontja Termőréteg- és talajvízmélység	Növekedés (az egész tenyészidő alatt) Anyagcsere Ingerlés intenzitása Gyógyszer és méreg dózisa	Vegyszerdózis Reagens koncentrációja Hőmérséklet Levegő és talaj nedvessége Szél erőssége és iránya Tengerszint feletti magasság
Minőségi (diszkrét) változó a) Tipikus minőségi tényező:	Genotípusok, fajták Nemzedékek Betegségek, kártételek, gyomok Kezelési és mérési technikák Gazdaságok, állomások, laboratóriumok	Növekedés (napi és fejlődési fázison belül) Fejlődés. Különböző betegségek Fotoszintézis és légzés Abszorpció Kísérleti alanyok különböző csoportjai (pszichológia) Kísérletező személyek	Az anyag típusa és minősége Csapadék intenzitása és gyakorisága
b) Rangsorolt minőségi tényező:	Gazdasági tájak Gyapjúminőség	Kísérleti alanyok (páciensek kor- és súlycsoportjai,	Talajállapot Felhősödés
c) Mintaszerű minőségi tényező:	Szabadföldi kísérletek blokkjai Különböző termőhelyek Egy bizonyos eljárásból származó készítmények Sorrend, helyzet, blokk, évjárat szerint csoportosított minták	Ikerellések egyedei (almok) Vizsgálati időpontok, napszakok	

Két szint alapján csak a hatáskülönbség jelenlétét vagy elmaradását állapíthatjuk meg; viszont három szinttel már parabolát is meghatározhatunk, és így tovább (hatásgörbe).

A *minőségi tényezőket* általában az jellemzi, hogy szintjeik nem tekinthetők folytonosan változó mennyiségeknek, hanem valamilyen osztályozás eredményének. *Tipikus minőségi tényező,* ha az osztályozás a tényező természetéből adódik. *Rangsorolt minőségi tényező* egy természeténél fogva mennyiségi tényező mesterséges besorolásának eredménye. Ügyeljünk, hogy osztályainak megválasztásánál ne alakuljanak nyílt intervallumok (osztályközök). Lehetőleg azonban az eredeti mennyiségi tényezőket szerepeltessük. *Mintaszerű minőségi tényező*ről akkor beszélünk, ha a tényezők minősége teljesen önkénytelenül adódott, szinte véletlenszerű, esetleges. Itt a csoportosítás szerinti szinteknek semmilyen jelentőségük nincs, és valamely nagyobb választékból vagy alapsokaságból vett mintának tekinthetők.

A különböző elrendezés-sémák alkalmazásához fontos tudni, hogy minden változó lehet faktor. Azoknak, akik a kísérleti elrendezéseket csak a szántóföldi kísérletek síkjában elhelyezve tudják elképzelni, szokatlan, hogy matematikai szempontból maguk a blokkok is egy faktor szintjeinek tekinthetők (mintaszerű faktor). De ezen túlmenően úgy is felhasználhatjuk az elrendezéseket, hogy a kísérleti terv blokkjait (sorait, oszlopait) egy-egy faktor szintjeinek feleltetjük meg.

FŐHATÁSOK ÉS INTERAKCIÓK

A főhatások és interakciók gondolatán alapszik a faktoriális kísérletek szerkezete.

Főhatás (main effect) valamely változó vagy kezelés hatásának a kísérlet részét szintén képező többi kezeléstől független becslése. Egy három faktort: *N*-et, *P*-t és *K*-t, valamennyit 2-szinten (adva és nem adva) tartalmazó kiegyensúlyozott kísérletben például az *N* változótól származó főhatás két átlag különbsége. Az egyik átlaga annak a négy esetnek, ahol mindenütt N-et adtak, a *P* és a *K* azonban mindkét szinten (adva és nem adva) szerepelt. A másik annak a négy esetnek átlaga, amelyben az *N*-et nem adták. A faktoriális kísérlet analízise tehát *nem* a beállított kezeléskombinációk *páros* összehasonlításán alapszik, hanem a beállított teljes kombináció-rendszer minden adata figyelembe veendő a hatások megállapításánál, akár fő-, akár együtthatásról van szó.

Együtthatás (interaction). Általában, ha az osztályozás különböző faktorainak megfelelően csoportosítjuk az egyedek, ill. esetek számát, és ha ezek a faktorok nem függetlenek, akkor azt mondjuk, hogy közöttük interakció van (28. táblázat).

A faktoriális kísérletben szimultán lehet tanulmányozni a faktorok nagyobb számát, mindegyiket több szinten. Az együtthatás a mértéke annak a terjedelemnek, amellyel a függő változón mért hatás az egyik faktor szintjét változtatva függ a másik faktor (vagy faktorok) szintjétől (szintjeitől). Az ilyen interakciók sokszor érdekesebbek a kutató számára, mint maguk a főhatások. A faktoriális kísérletek előnye éppen az, hogy ezeket becsülni és tesztelni lehet.

Két kezelés esetén például (legyenek ezek *N* és *P*, mindegyik két: 0 és 1 szinten) a négy lehetséges kezelés-kombináció (teljes kombináció rendszer!) a következő: n_0p_0, n_0p_1, n_1p_0 és n_1p_1. Ha a kezelések függetlenek, akkor az a hatás, amely az *N*-nek n_0-tól n_1-re való változtatásával tapasztalható, ugyanakkora lesz a p_0 szinten, mint a p_1 szinten. Annak mértéke, amennyiben ez nincs így, az együtthatás mértéke:

$$n_0p_0 - n_0p_1 - n_1p_0 + n_1p_1,$$

28. táblázat

a) Van főhatás. nincs interakció

	B-tényező				
	1	2	3	4	Sorátlag
	szint				
A-tényező 1. szint	9	11	14	15	12,25
2. szint	12	14	17	18	15,25
3. szint	10	12	15	16	13,25
4. szint	13	15	18	19	16,25
Oszlopátlag	11	13	16	17	

b) Van főhatás és van interakció

	B-tényező				
	1	2	3	4	Sorátlag
	szint				
A-tényező 1. szint	9	11	14	15	12,25
2. szint	12	14	17	18	15,25
3. szint	11	11	14	17	13,25
4. szint	12	16	19	18	16,25
Oszlopátlag	11	13	16	17	

c) Nincs főhatás, van interakció

	B-tényező				
	1	2	3	4	Sorátlag
	szint				
A-tényező 1. szint	14	16	14	16	15
2. szint	15	13	18	14	15
3. szint	12	15	16	17	15
4. szint	19	16	12	13	15
Oszlopátlag	15	15	15	15	

Mesterséges, feltételezett értékek, mintegy adatok egyszerű faktoriális kísérletből, *Cox* (1958) után (lásd 367. ábra).

amit szimbolikusan így is írhatunk:

$$(n_1 - n_0) \cdot (p_1 - p_0).$$

Egy főhatás, azaz egyetlen faktor hatása, nulla-rendű interakciónak fogható fel, míg a két tényező közötti interakciót elsőrendű együtthatásnak *(first order interaction)*, a három tényező közöttit másodrendűnek és így tovább.

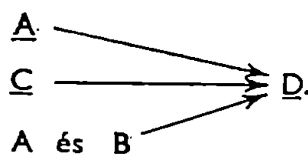
Megkülönböztetendő az interakció, a kölcsönhatás és a „*feedbeck*" fogalma. *Turner* és *Stevens* (1959) példájában C = a belélegzett széndioxid %; A = az alveolusokban lévő széndioxid%; és B = belélegzés mélysége (m^3). Az alkalmazott „feedbeck" modellje pedig:



A nyilak hatásokat jelentenek. A modell értelmében az A-t befolyásolja a B és a C változó, de a B-t közvetlenül csak az A. A kölcsönhatás modellje ugyanilyen alapon a következő volna:



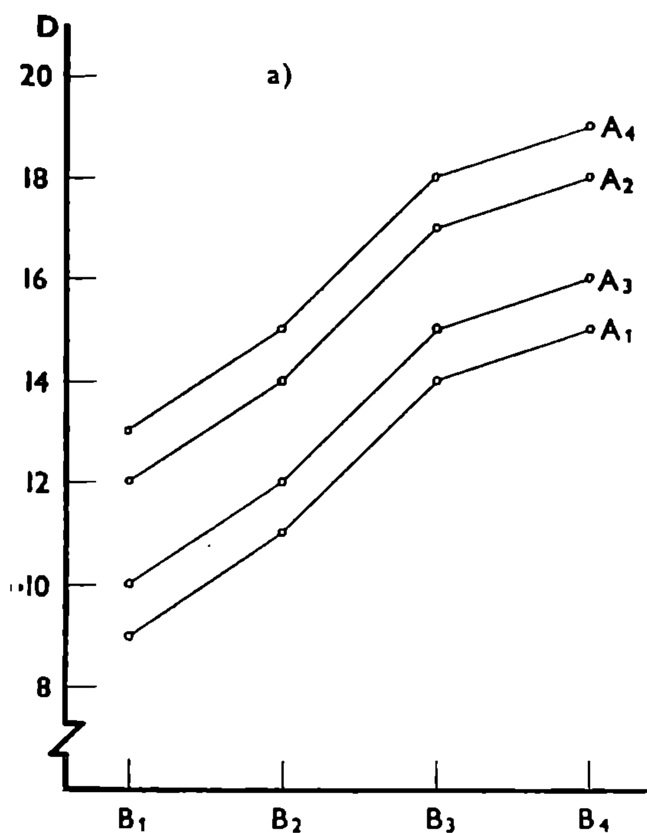
Interakció esetében kölcsönösségről nincs szó, mert modellje az alábbi:

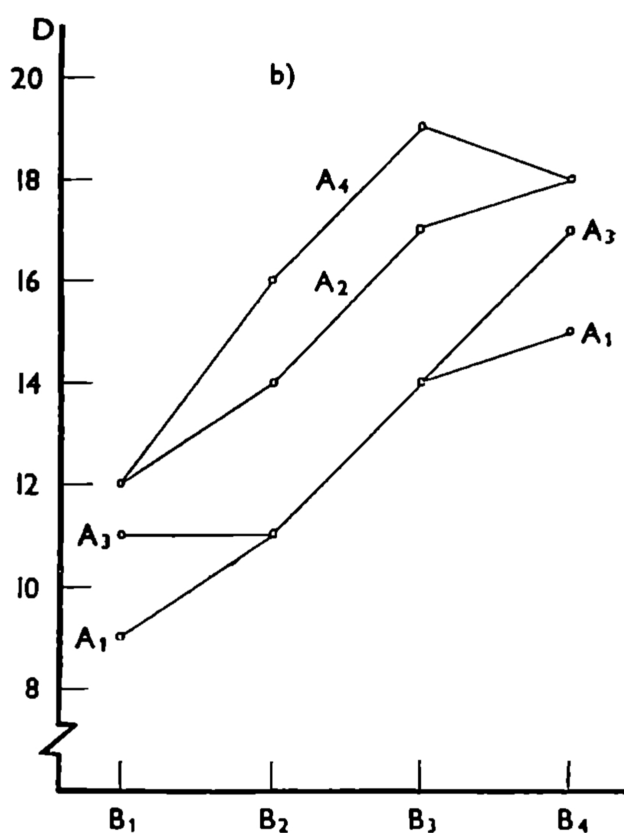


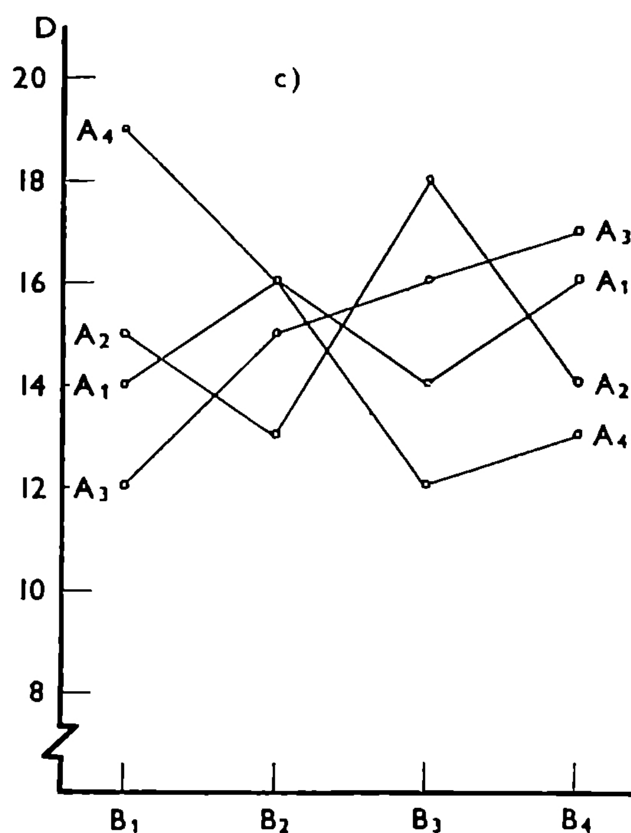
Két változó közötti interakció tehát hallgatólag mindig egy harmadik („függő") változó (itt D) jelenlétére utal. Ebben realizálódik az A, a B és az AB hatás. Az AB interakció annak mértéke, mennyiben nem hat D-re egymástól függetlenül és additíve a két változó, hanem együttes (változtatásuk esetén bekövetkező) hatásuknál újabb hatással, az együtthatással kell számolni. Kölcsönhatás két bokszoló között van a ringben. Az év (járat) és a trágyázás együtthatása a termésben realizálódik, mértékét a termésben fejezzük ki.

Két változó közötti, ún. „páros" együtthatást jól lehet sík diagramban szemléltetni. Rakjuk a tapasztalati adatpárokat (b, d,) fel egy derékszögű koordináta-rendszerbe, amelynek ordinátája a függő változó (D), vízszintes abszcisszája pedig az egyik független változó. Először felrakjuk ennek (mondjuk, a B-nek) és a D-nek az értékeivel megjelölt pontokat a másik független változó (A) egyik meghatározott szintjén, és e pontokat kössük össze. Majd áttérünk az A másik szintjére. A kapott pontokat szintén összekötjük. Ha a vonalak párhuzamosak, – nincs interakció, ez annak mértéke, mennyiben nem párhuzamosak (367. ábra).

A fő- és együtthatások megkülönböztetett használata több előnnyel jár. 1. Ha nincs kimutathatóan interakció, akkor igen takarékosan leírhatjuk a kísérlet eredményét, mivel csak főhatásokra kell gondolni ahelyett, hogy valamennyi kezeléskombináció vonatkozásait tárgyalnánk. Ez különösen kettőnél több tényező esetén előnyös. 2. Ezzel a módszerrel sokkal könnyebb megérteni a helyzetet, mint nélküle. Mert ha nincs interakció, akkor feltételezhető, hogy a két tényező függetlenül hat egymástól, és ezzel rávilágítottunk







367. ábra. Az A- és B-tényezőkkel beállított kéttényezős kísérlet adatainak (28. táblázat) grafikus ábrázolása: a – interakció nincs; b és c – interakció van (*Cox* [1958] nyomán)

arra, ami történik. Más esetben azért válik érthetővé a helyzet, mert az interakciónak sajátos, szakmai értelemben vett jelentése van – némely szélső esetben. Egy etetési kísérletben például az alaptáplálékhoz adandó két faktor: *A* és *B* pótlásának hatását vizsgáljuk. A tényezők 2–2 szinten lévén, 3 lehetséges esetet különböztethetünk meg:

1. nincs együtthatás a tényezők között;
2. külön-külön mindkét pótlás hat, de nincs összeadódó *(addicionális) hatás*, ha együtt adagoljuk őket;
3. külön-külön egyik pótlás sem hat, de együtt igen.

A fenti feltételezett helyzetekben bizonyos időtartam alatt súlygyarapodásról volt szó. A 3. helyzet a genetika klasszikus *episztázis modelljeivel* analóg (29. táblázat).

29. táblázat

a) Nincs interakció a tényezők között

		B pótadag: nincs	B pótadag: van
A pótadag	nincs	10	12
	van	13	15

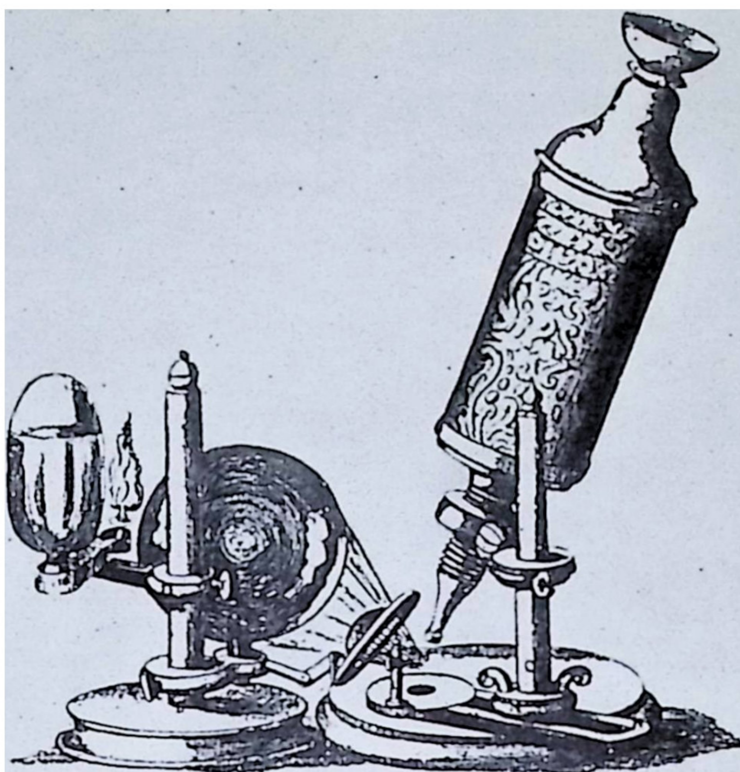
b) Külön-külön mindkét pótlás hat, de nincs addicionális hatás, ha együtt adják

		B pótadag: nincs	B pótadag: van
A pótadag	nincs	10	15
	van	15	15

c) Külön-külön egyik pótlás sem hat, de együtt igen

		B pótadag: nincs	B pótadag: van
A pótadag	nincs	10	10
	van	10	15

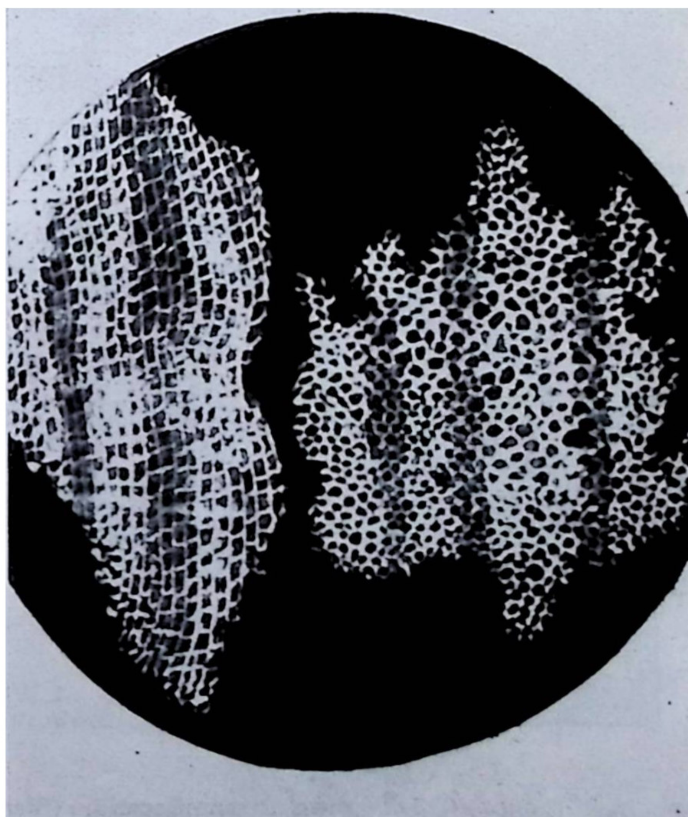
Az interakciók sajátos értelmezése egy 2×2 típusú faktoriális etetési kísérletben, a mért tulajdonság: végső súly a takarmányozási kísérlet során. A fenti három különböző helyzet a genetika klasszikus *episztázis* modelljével analóg (*Cox* [1958] után).



a

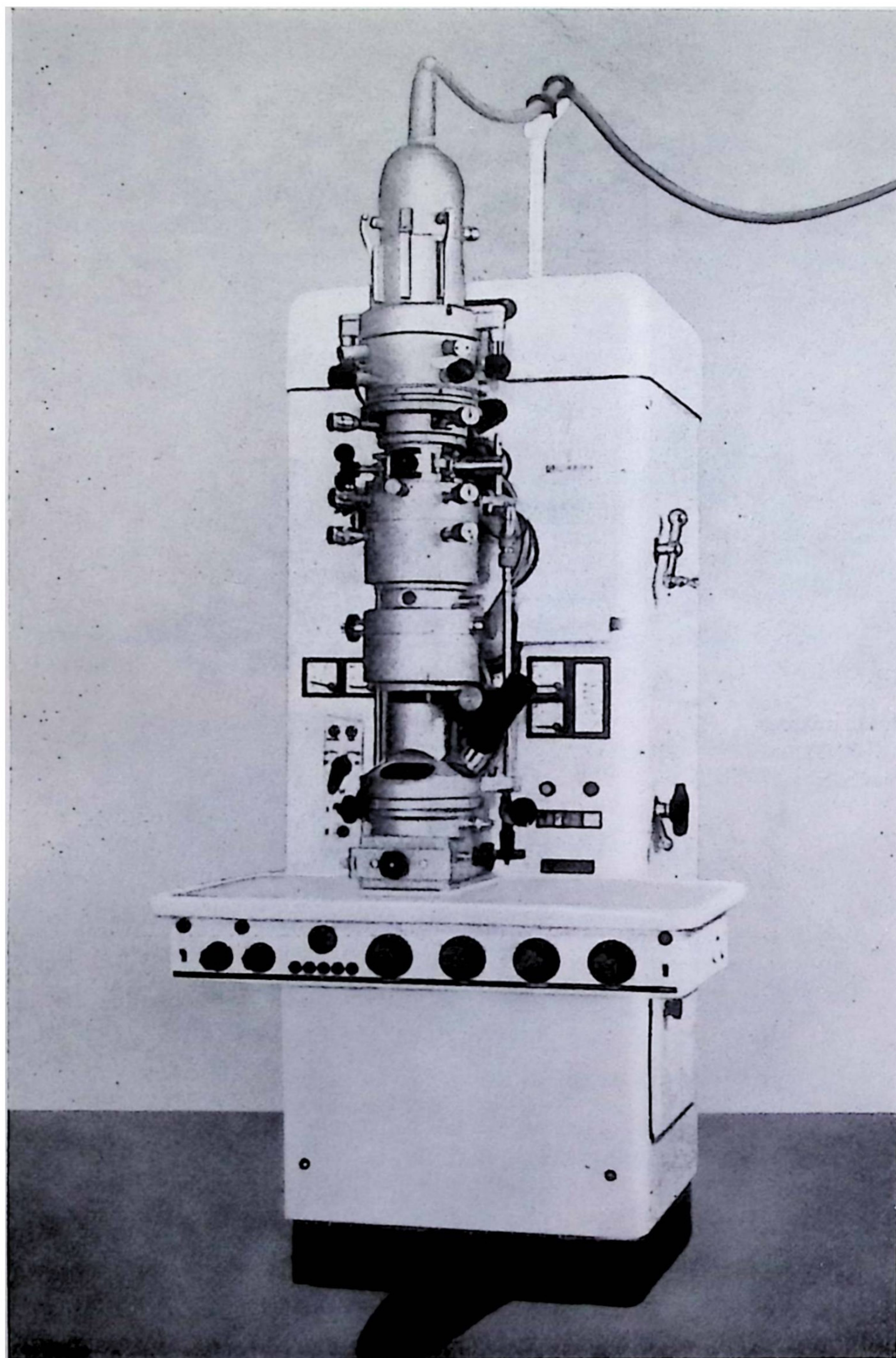
1.a – Hooke mikroszkópja a XVII. századból;

b

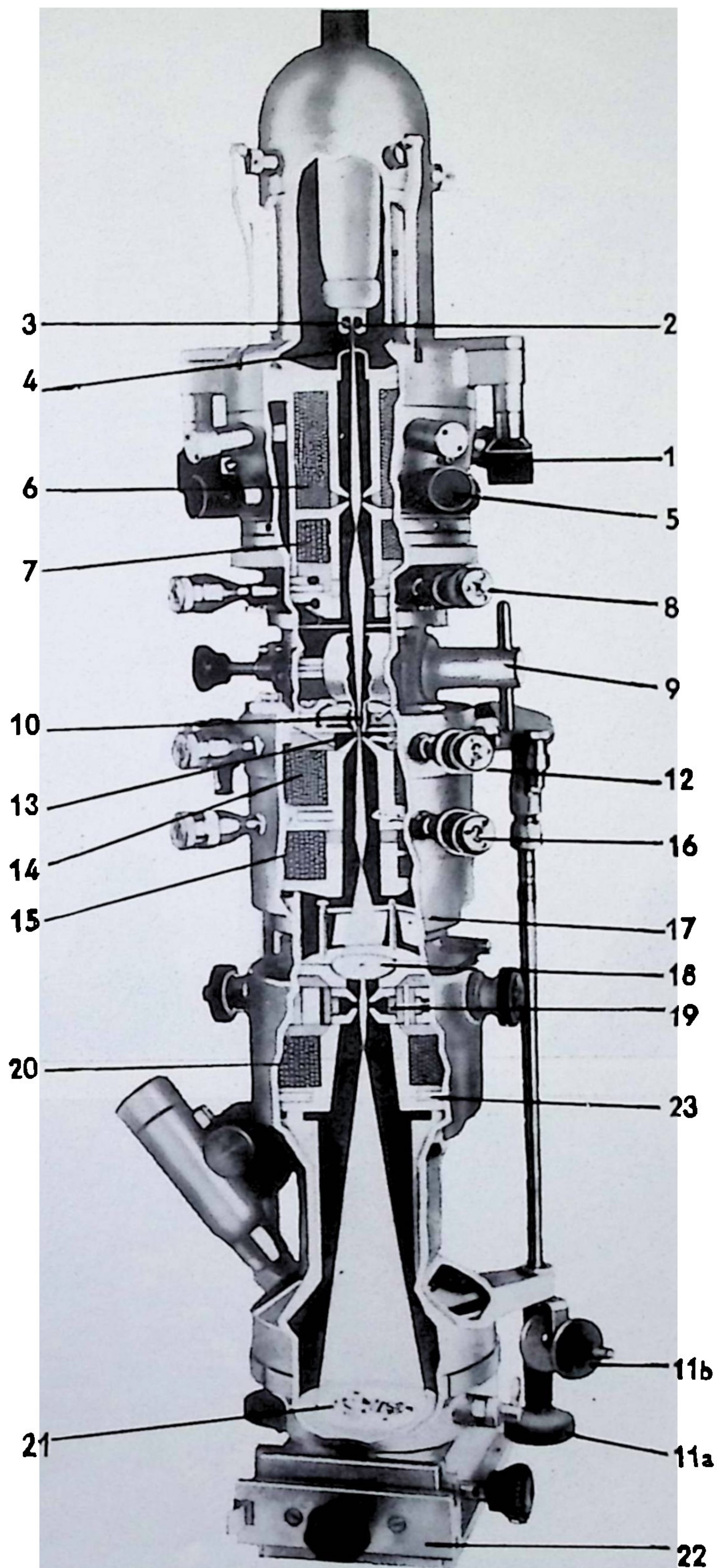


b – a parafa sejtes felépítése *Hooke* szerint (1665);

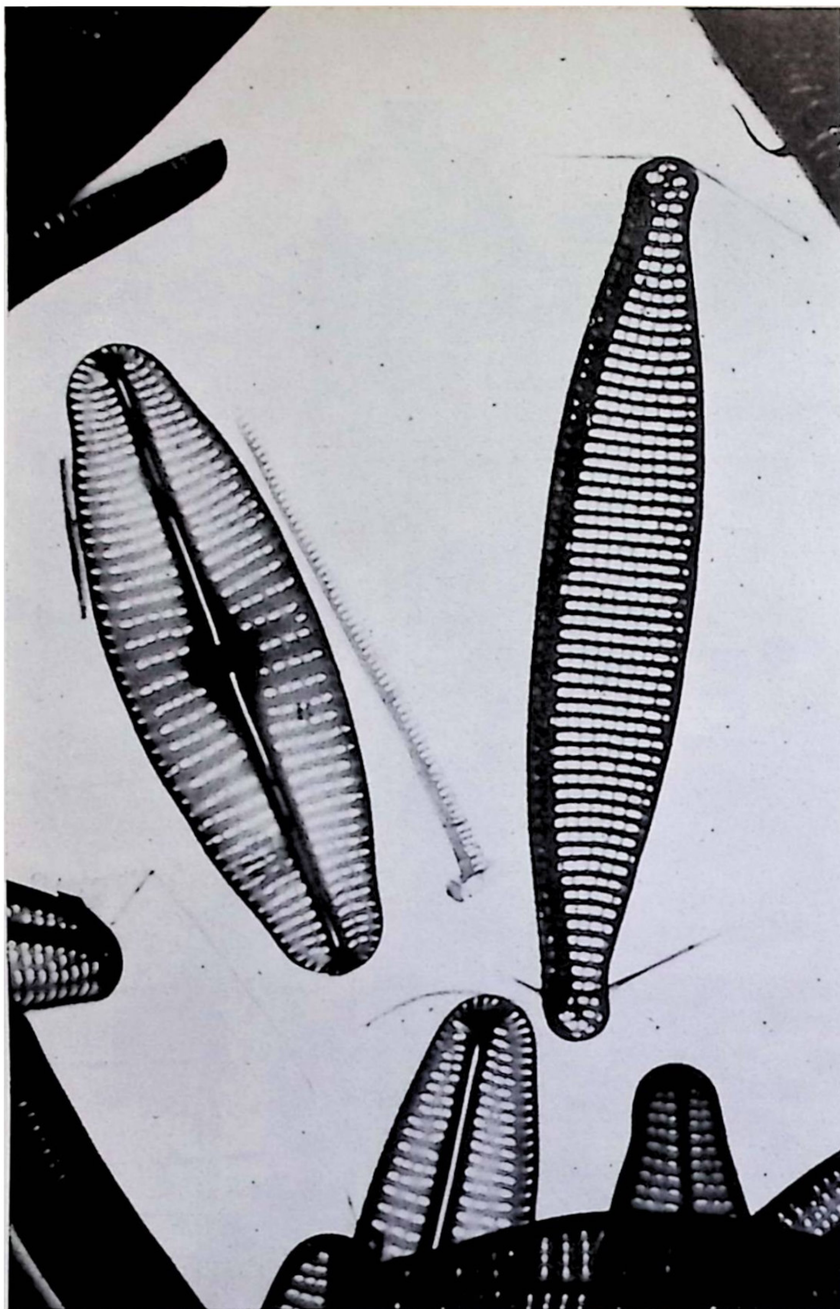
c



c – elektronmikroszkóp (Siemens);

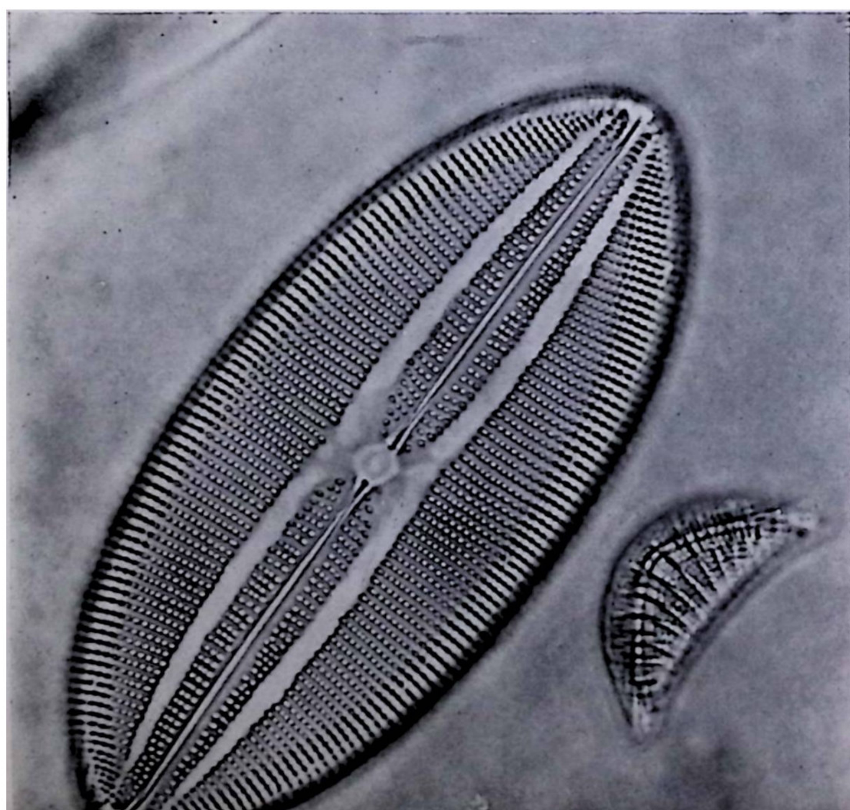


d – az elektronmikroszkóp tubusának szerkezete: 1. a sugárforrás szabályozója; 2. izzókatód; 3. blende; 4. anód; 5. kondenzor-állító; 6–7. kondenzorlencsék; 8. a kondenzorblende szabályozója; 9. zsilip a tárgy bevitelére; 10. tárgytartó patron; 11. a és b – a tárgyasztal mozgató berendezése; 12. az objektívblende szabályozója; 13. sztigmátor; 14. objektívlencse; 15. közbülső lencse és 16. ennek szabályozója; 17. közbülső képtükör; 18. közbülső képernyő; 19. pólussarurevolver és mozgatója; 20. projektívlencse; 21. képernyő; 22. fényképezőkamra; 23. vízhűtés



a

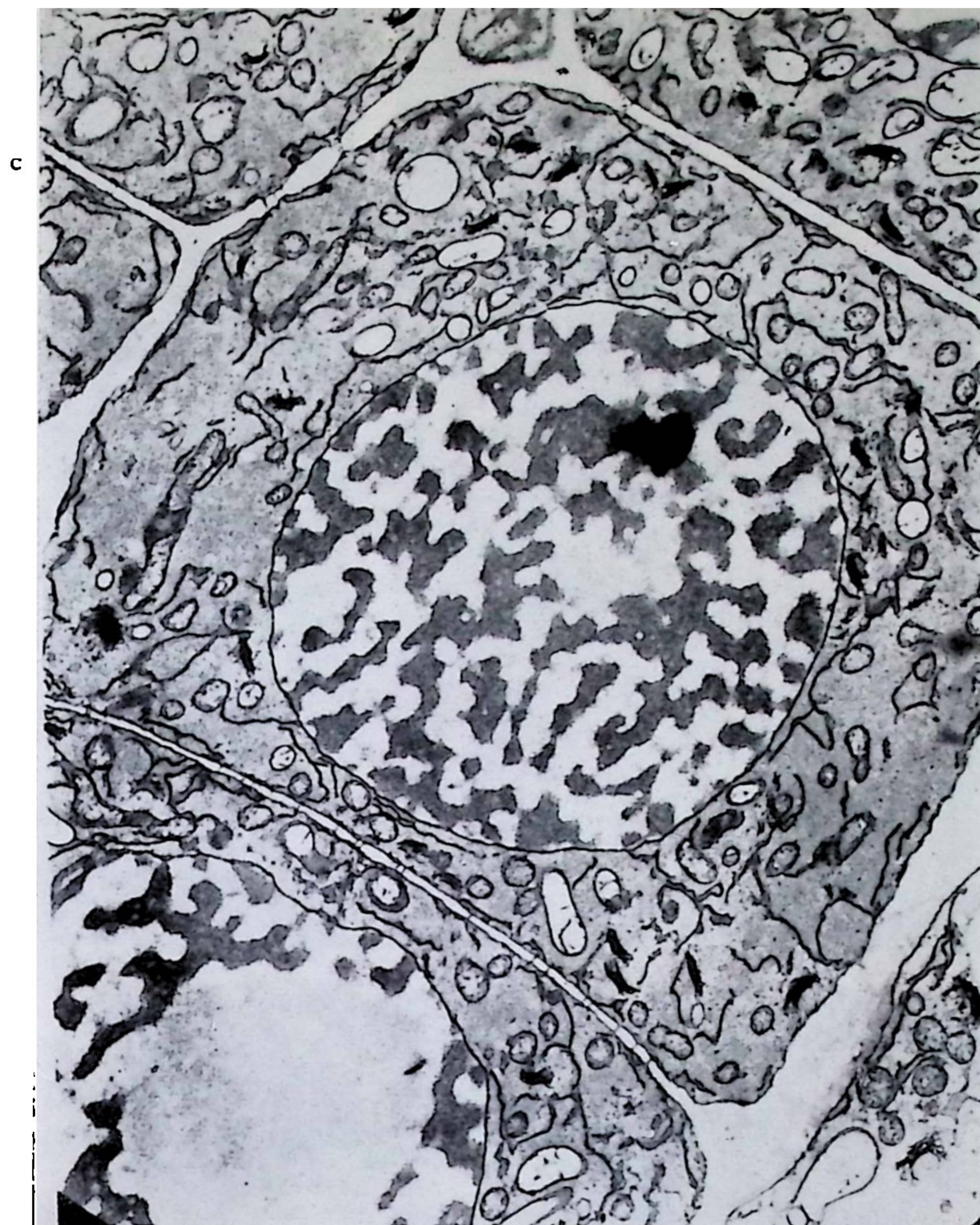
2. a – Kovamoszat sejtfala fénymikroszkópban;



b

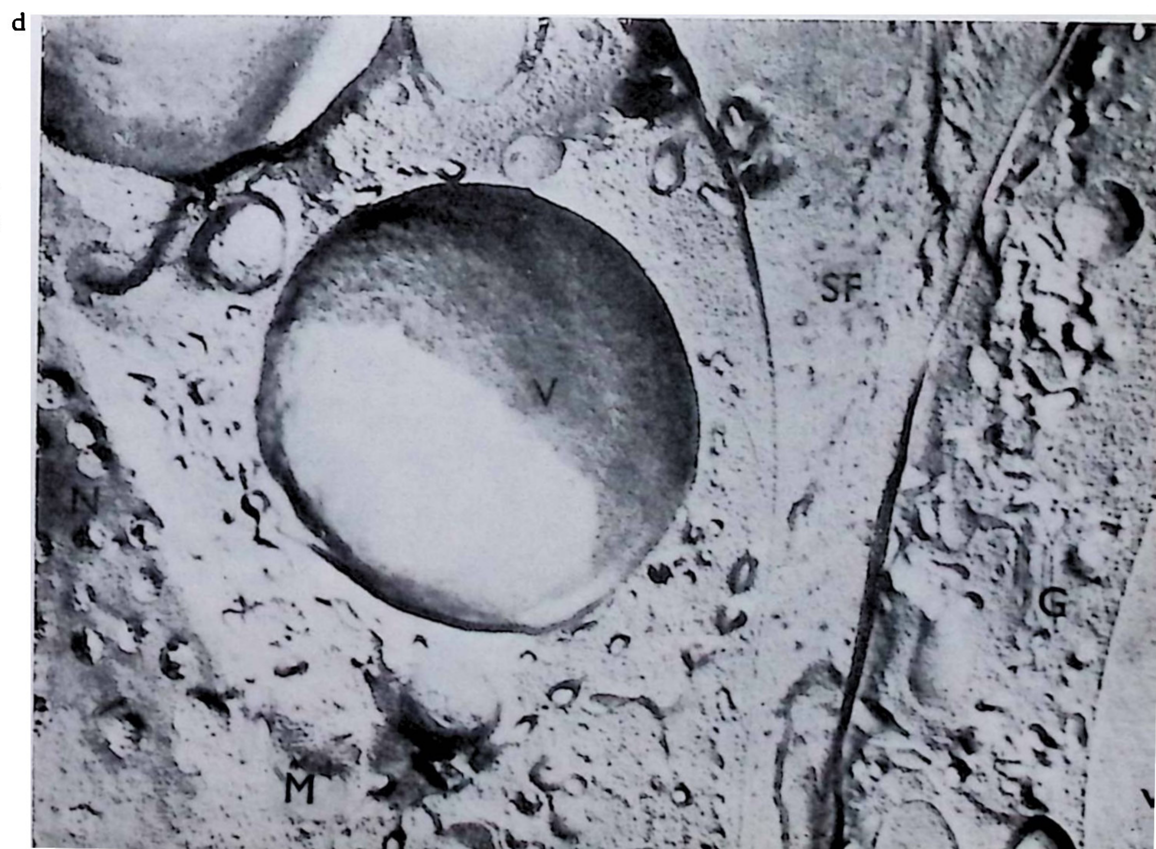
b – elektronmikroszkópos felvétel kovamoszatokról *(Nitzschia, Achnanthes)*;

c

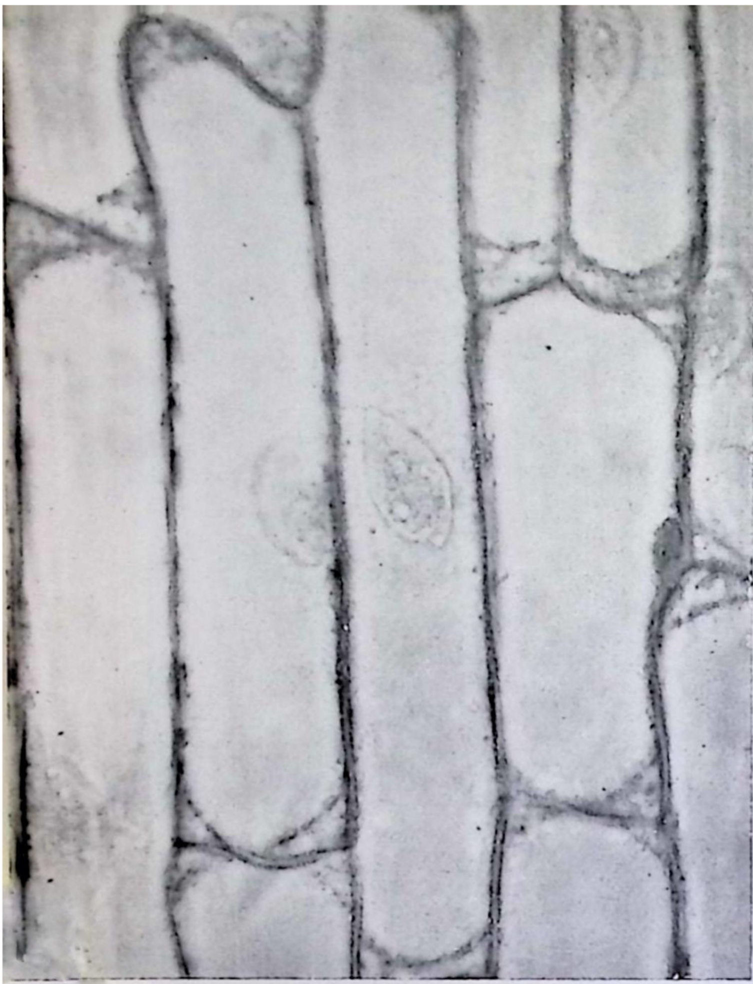


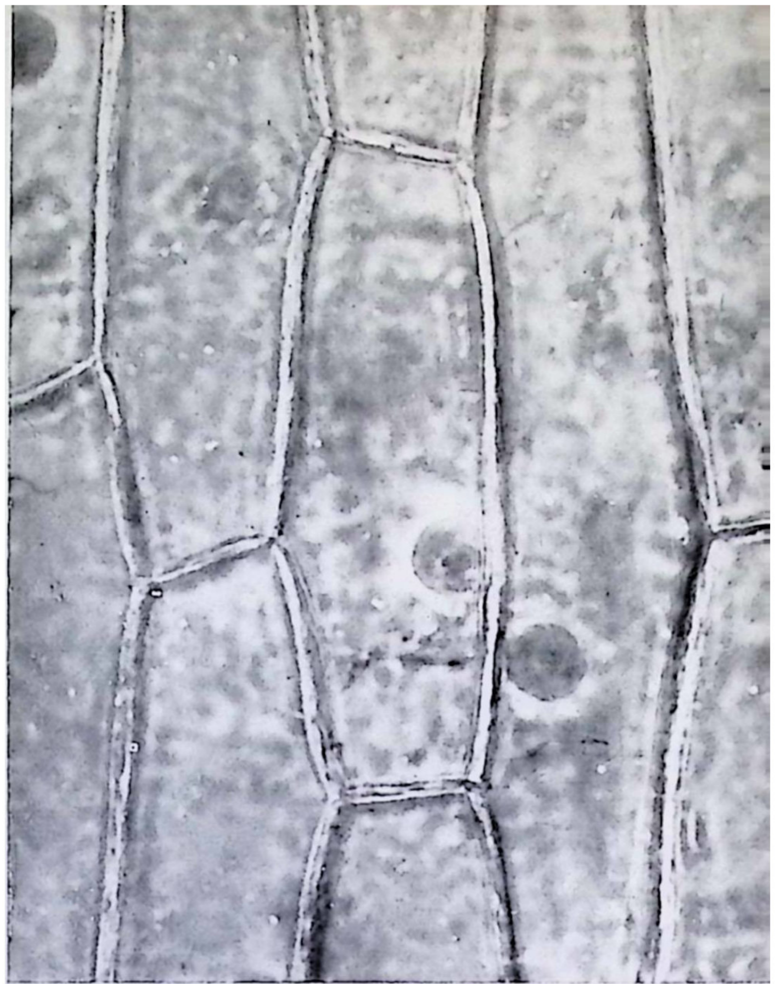
c – fiatal növényi sejt *(Allium cepa)* ultravékony metszetének elektronmikroszkópos képe;

d



d – fagyasztva szárított sejtből készült elektronmikroszkópos preparátum; v – vakuólum; W – sejtfla; M – mitochondrium; N – sejtmag; G – Golgi-készülék; SF – üregek a citoplazma állományában (a–c: eredeti – *Fridvalszky*)





a b

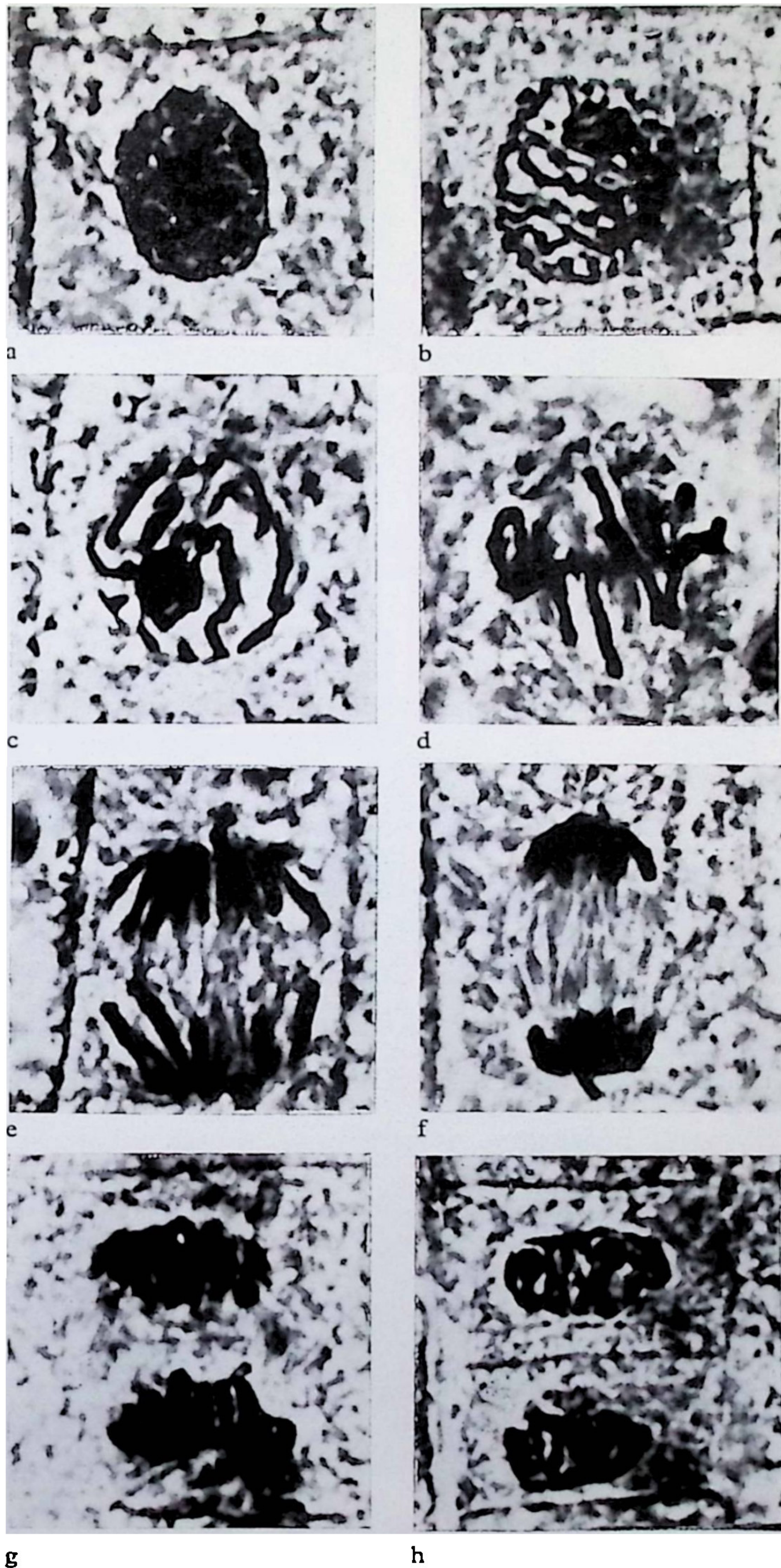


c

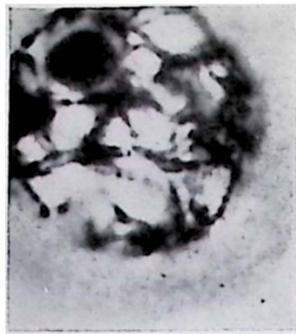
3. a – Élő sejtek a vöröshagyma epidermiszében; a sejtmag és a sejtmagvacska halványan látszik;

b – ugyanaz fáziskontrasztmikroszkóppal, itt a sejtmag és a sejtmagvacska jól feltűnik;

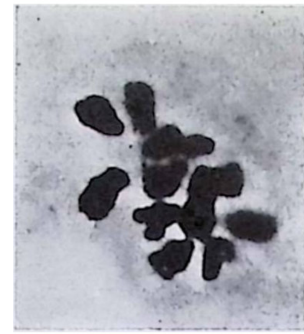
c – rögzített és festett (hematoxilin) sejtek a vöröshagyma gyökeréből; a sejtmagok, ill. a kromoszómák erősen festődtek (Eredeti – *Fridvalszky*)



4. A mitózis lefolyása a vöröshagyma osztódó sejtjében: a – interfázisos sejtmag; b – korai profázis (spiréma stádium); c – késői profázis; d – metafázis (aszter stádium); e – anafázis; f – h – telofázis (f – diaszter, h – diszpiréma stádium)

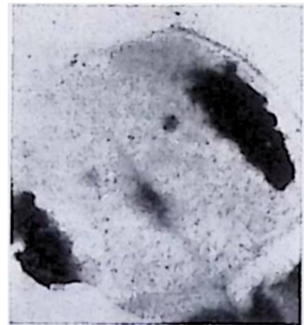

a


b


c


d

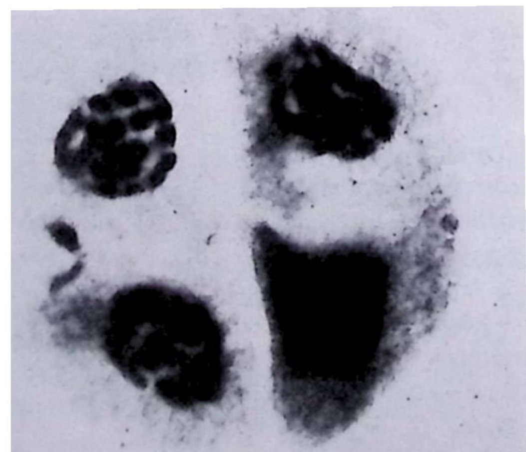

e


f


g


h


i


j

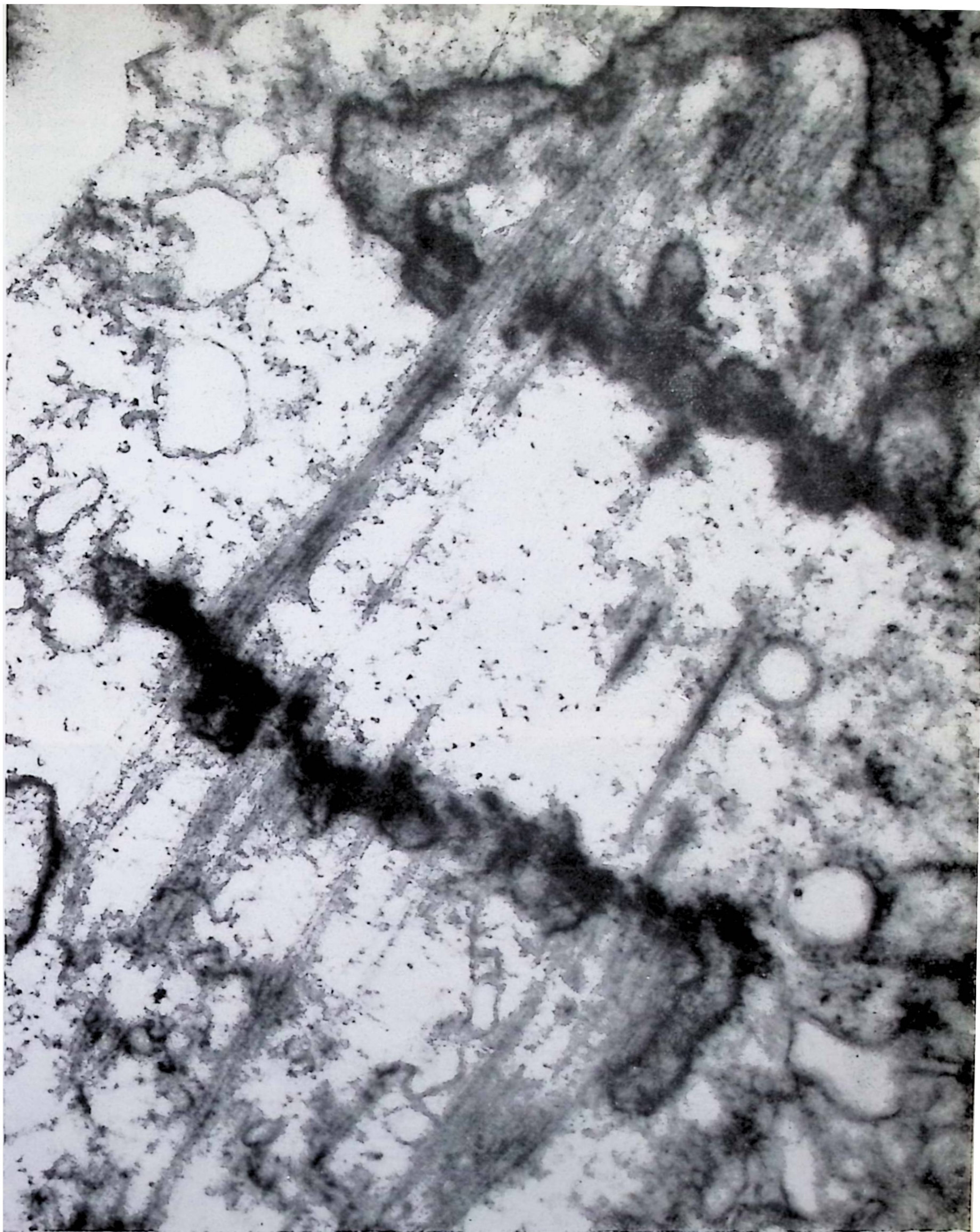
5. A meiózis lefolyása mikrospóra-anyasejtben: a – c – profázis (az eleinte vékony és hosszú kromoszómák párokat alkotnak, majd fokozatosan rövidülnek és megvastagodnak); d – metafázis; e – anafázis (a párok tagjai elválnak egymástól, s ezzel bekövetkezik a kromoszómaszám redukciója); f, g – telofázis; h – második metafázis; i – második anafázis; j – második telofázis



6. Mitotikusan osztódó sejtmagok a *Tradescantia virginica* fiatal levelének bőrszövetében (az egyik profázisban, a másik anafázisban van) (Eredeti – *Fridvalszky*)



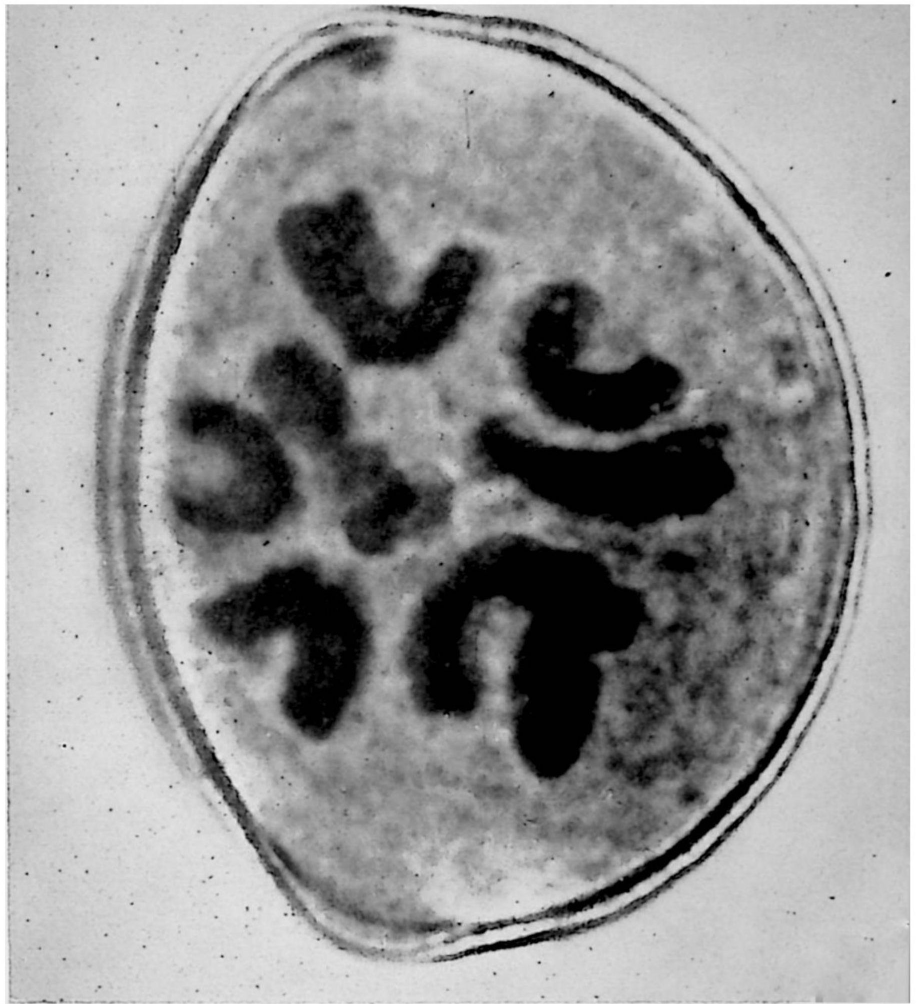
7. A meiózis metafázisában levő pollen- vagy mikrospóra-anyasejt *(Allium cepa)* kialakult magorsóval (rögzített és festett preparátum) (Eredeti – *Fridvalszky*)



8. Magorsófonalak a mitózis telofázisában
(ultravékony metszet elektronmikroszkópos képe)

9

9. a – Spirális felépítésű kromoszómák a meiózis profázisában *(Lilium regale)*: rögzített és festett készítmény; b – kromoszómák osztódó mikrospóra-anyasejtben *(Lilium regale)*; rögzített és festett készítmény (Eredeti – *Fridvalszky*)



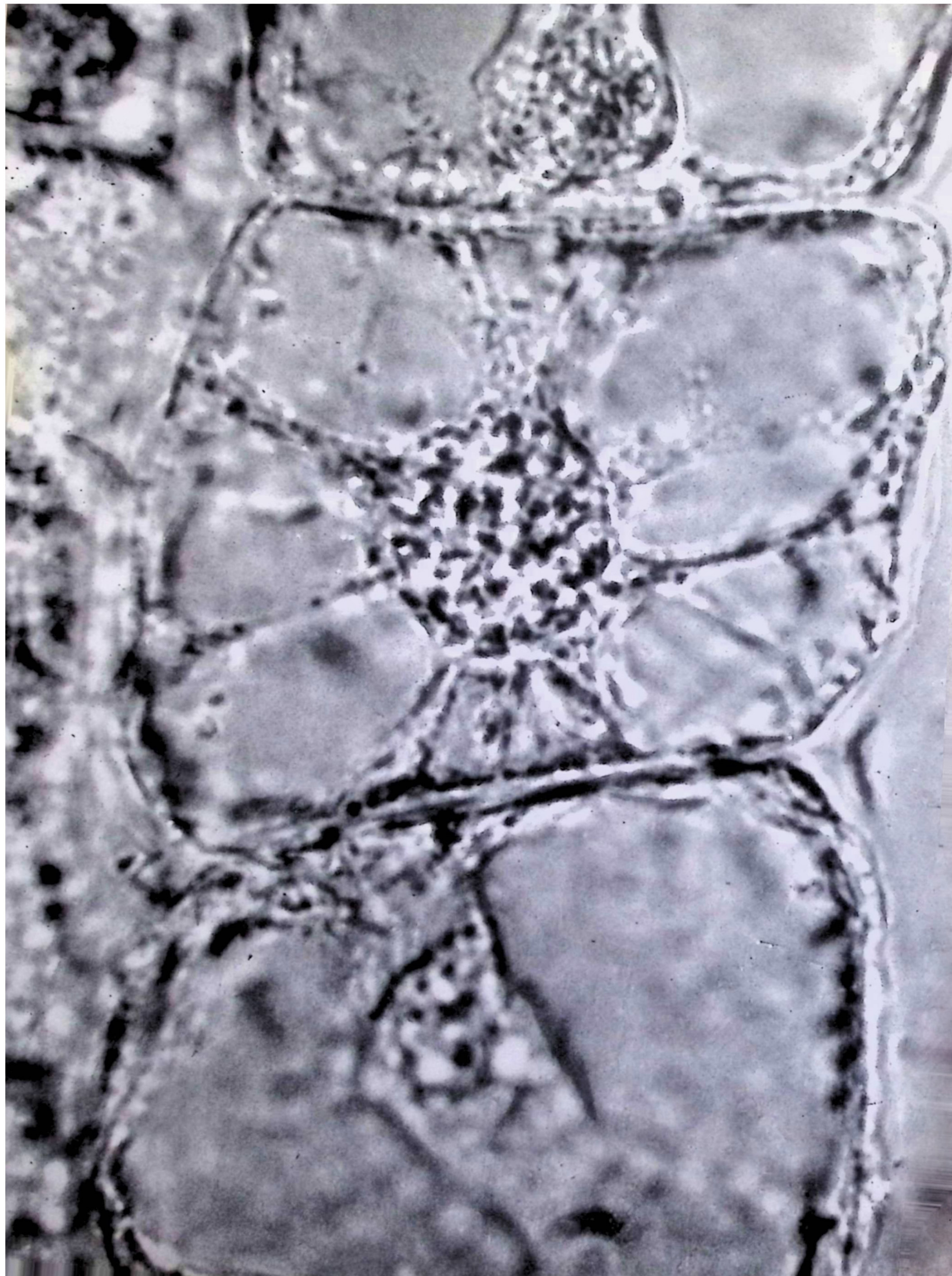
10. Megkettőződött kromoszómák (kromatida-párok) a mitózis metafázisában (Eredeti – *Fridvalszky)*

a

b

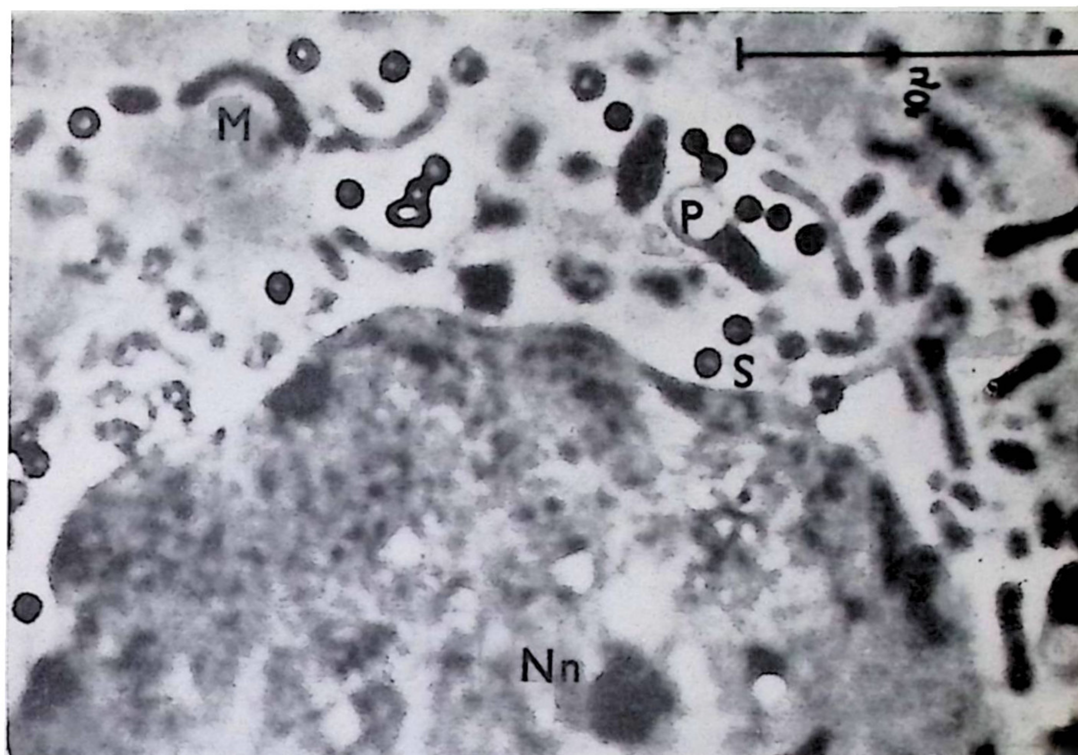


11. Sejtmag-részlet a maghártyáról lefűződő endoplazmatikus retikulummal; elektronmikroszkópos felvétel (Eredeti – *Fridvalszky*)



←

12. Rögzített sejtek a vöröshagyma levelének bőrszövetében; a rögzítés következtében a sejtmag és a citoplazma durván szemcsézetté vált (Eredeti – *Fridvalszky*)



13. Részlet a vöröshagyma bőrszövetének élő sejtjéből; fáziskontrasztmikroszkópos felvétel: Nn – sejtmag sejtmagvacskával; P – plasztisz; S – szferoszóma; M – mitochondrium



14. Fiatal sejtek finomszerkezete a vöröshagyma gyökércsúcsában; ultravékony metszetről készített elektronmikroszkópos felvétel (Eredeti – *Fridvalszky)*

a



b

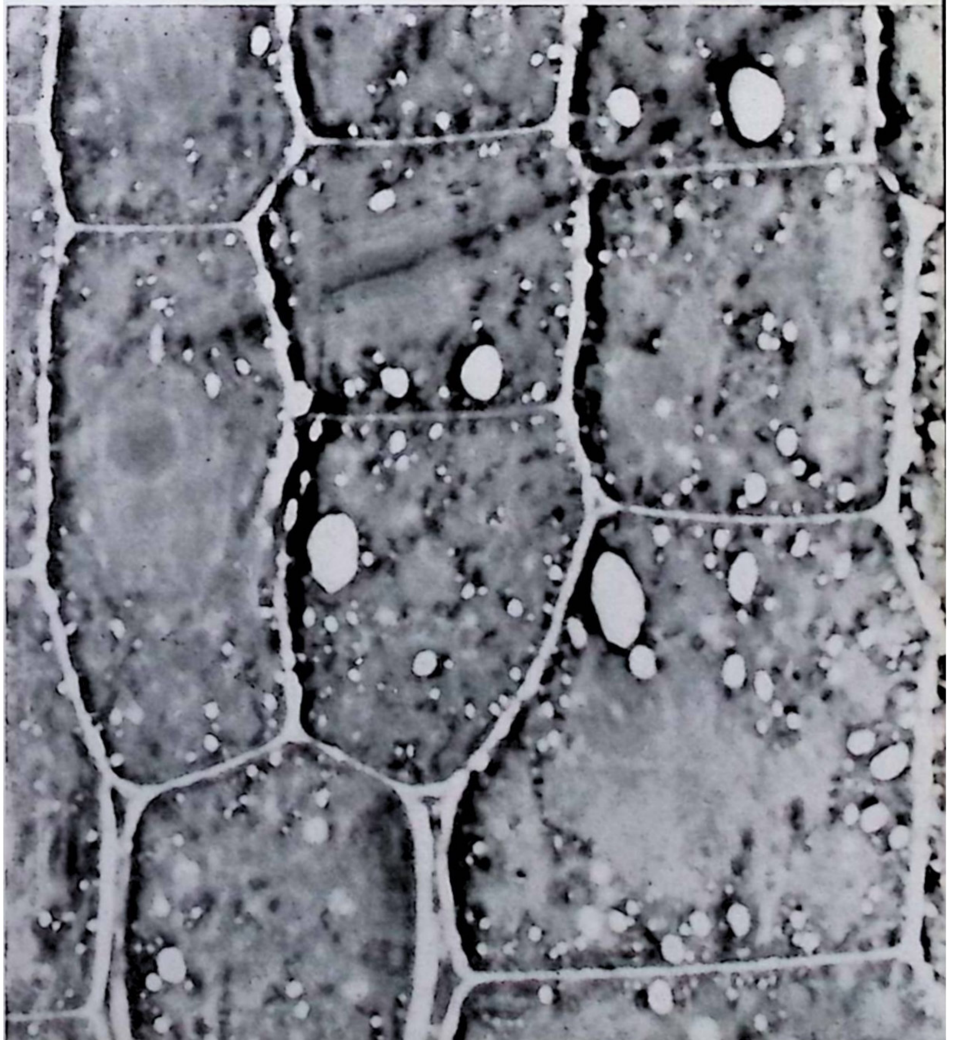
15. Endoplazmatikus retikulum a vöröshagyma sejtjének citoplazmájában (ultravékony metszetről készült elektronmikroszkópos felvételek): a – kisebb nagyításban; b – erősebb nagyításban; rer – endoplazmatikus retikulum riboszómákkal; M – mitochondrium; P – plasztisz; N – sejtmag;

c – endoplazmatikus retikulum-részlet a *Silene armeria* mirigysejtjéből (Eredeti – *Fridvalszky*)

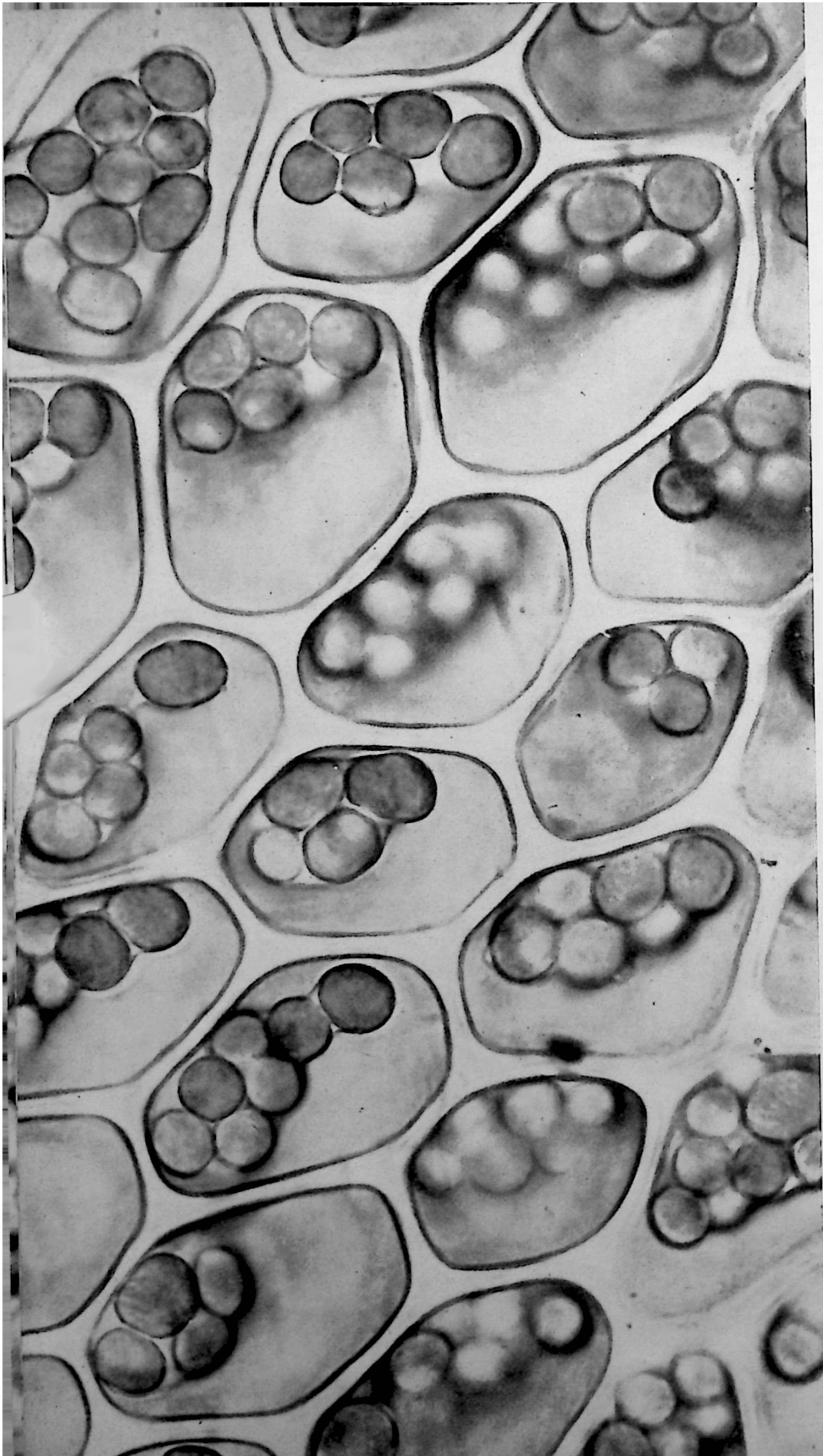
c



16. Mikrotubulusok a sejtfal menti citoplazmában; elektronmikroszkópos felvétel

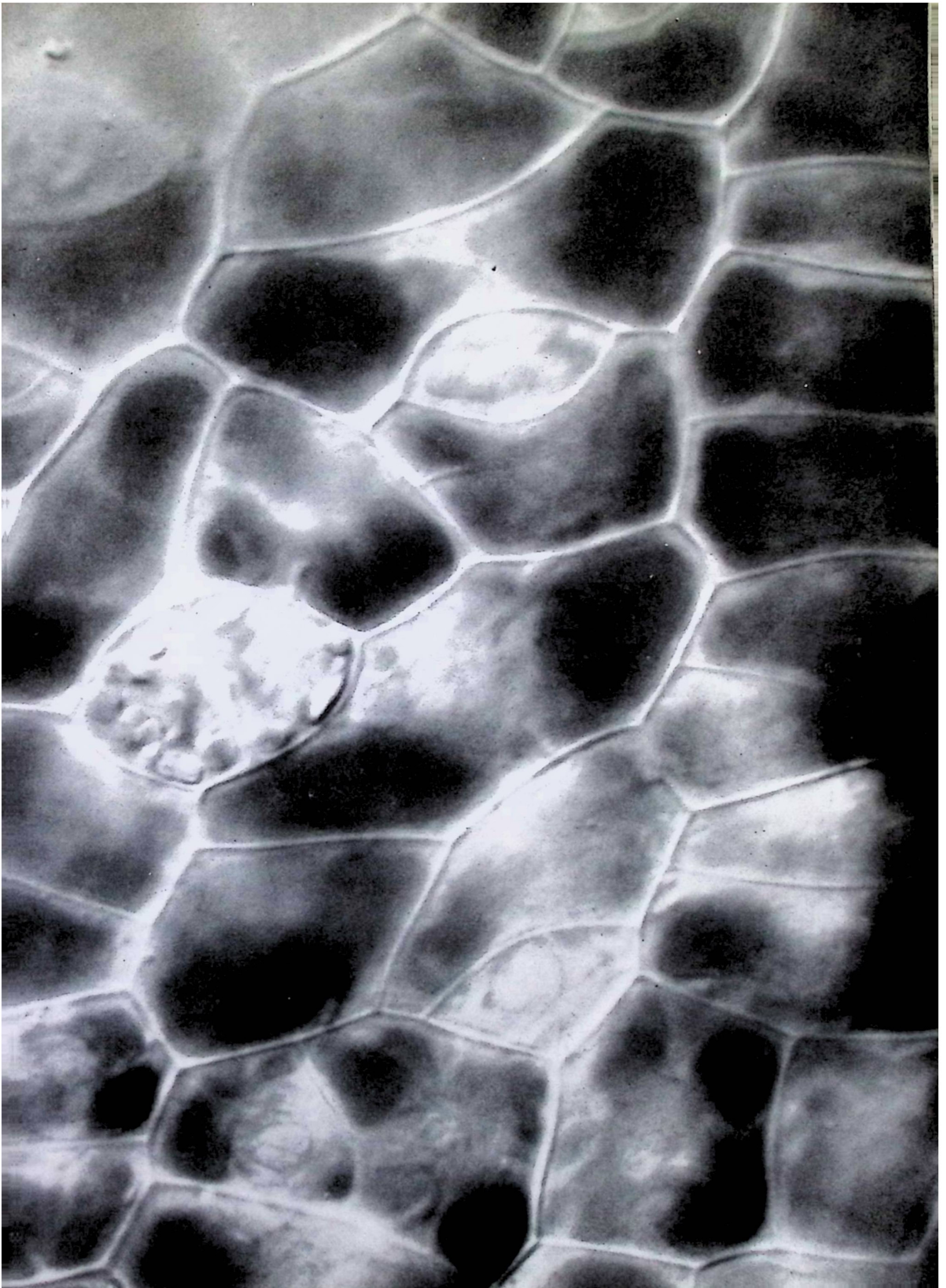


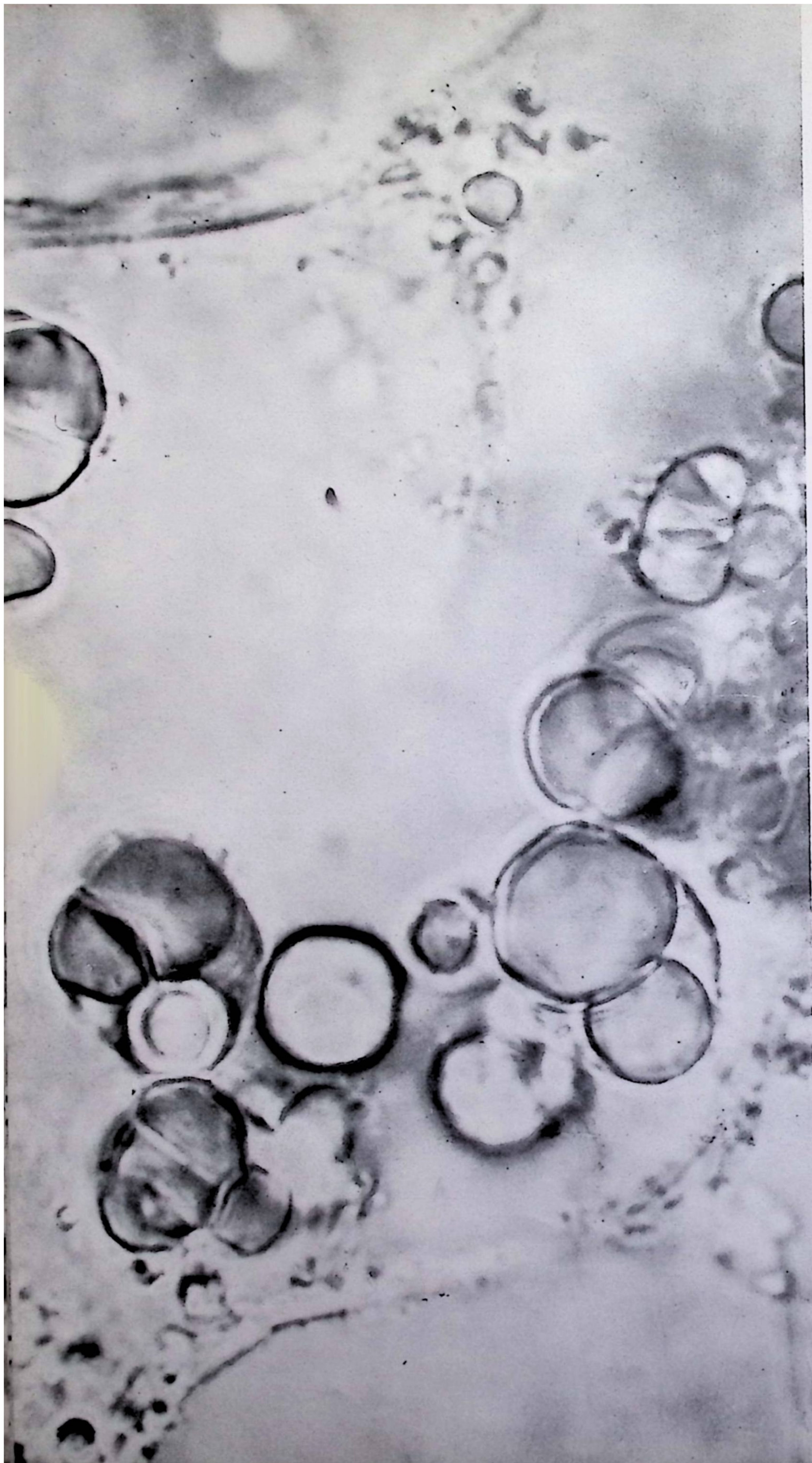
17. Sejtnedv-vakuólumok képződése fiatal sejtek citoplazmájában (Eredeti – *Fridvalszky*)



18. Plazmolizált sejtek moha (*Mnium* faj) levélen (Eredeti – *Fridvalszky*)

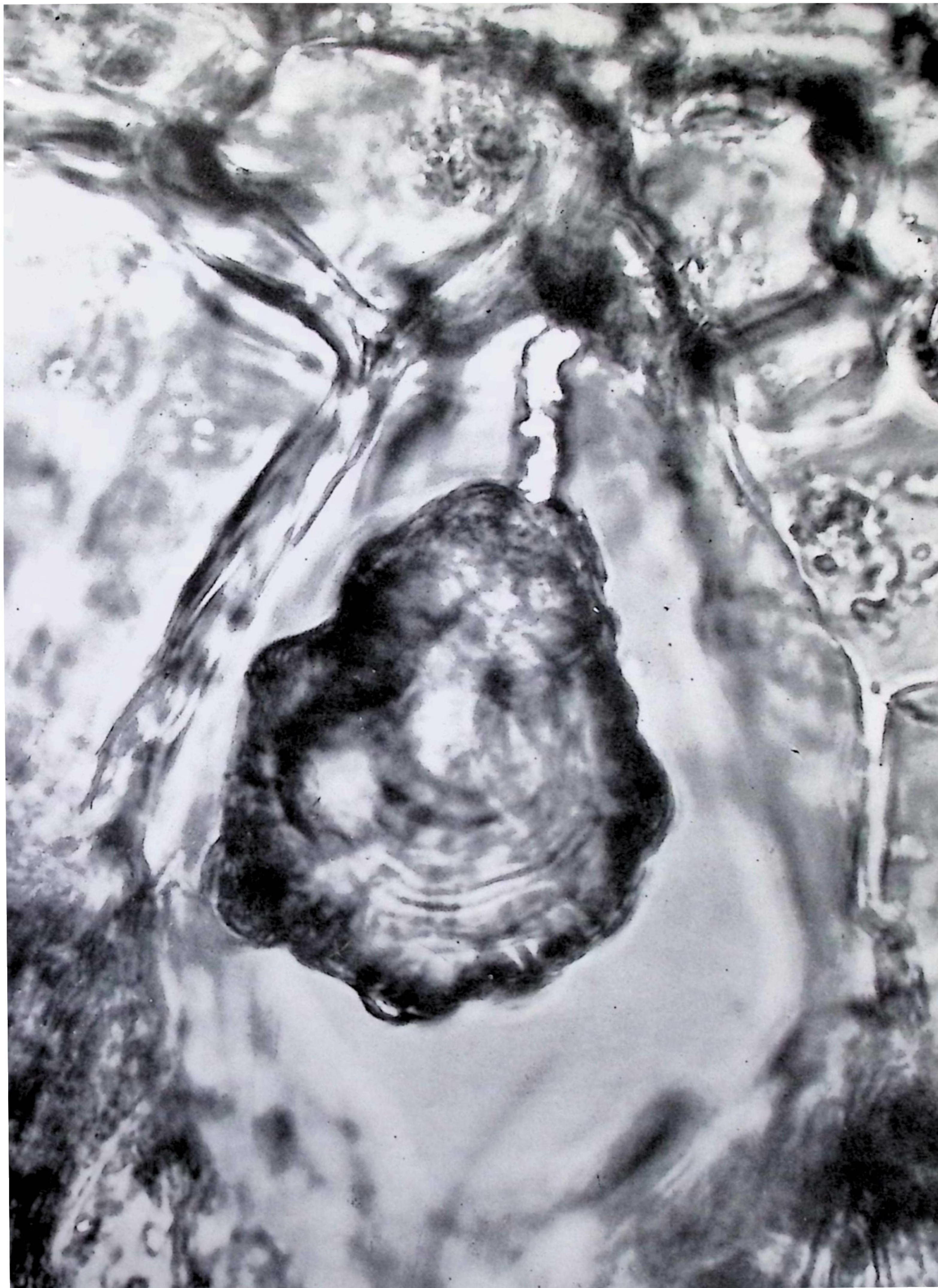
19. Anthociántartalmú sejtnedv-vakuólumok a *Foeniculum vulgare* fejlődő levelének epidermiszsejtjeiben (Eredeti – *Fridvalszky*)

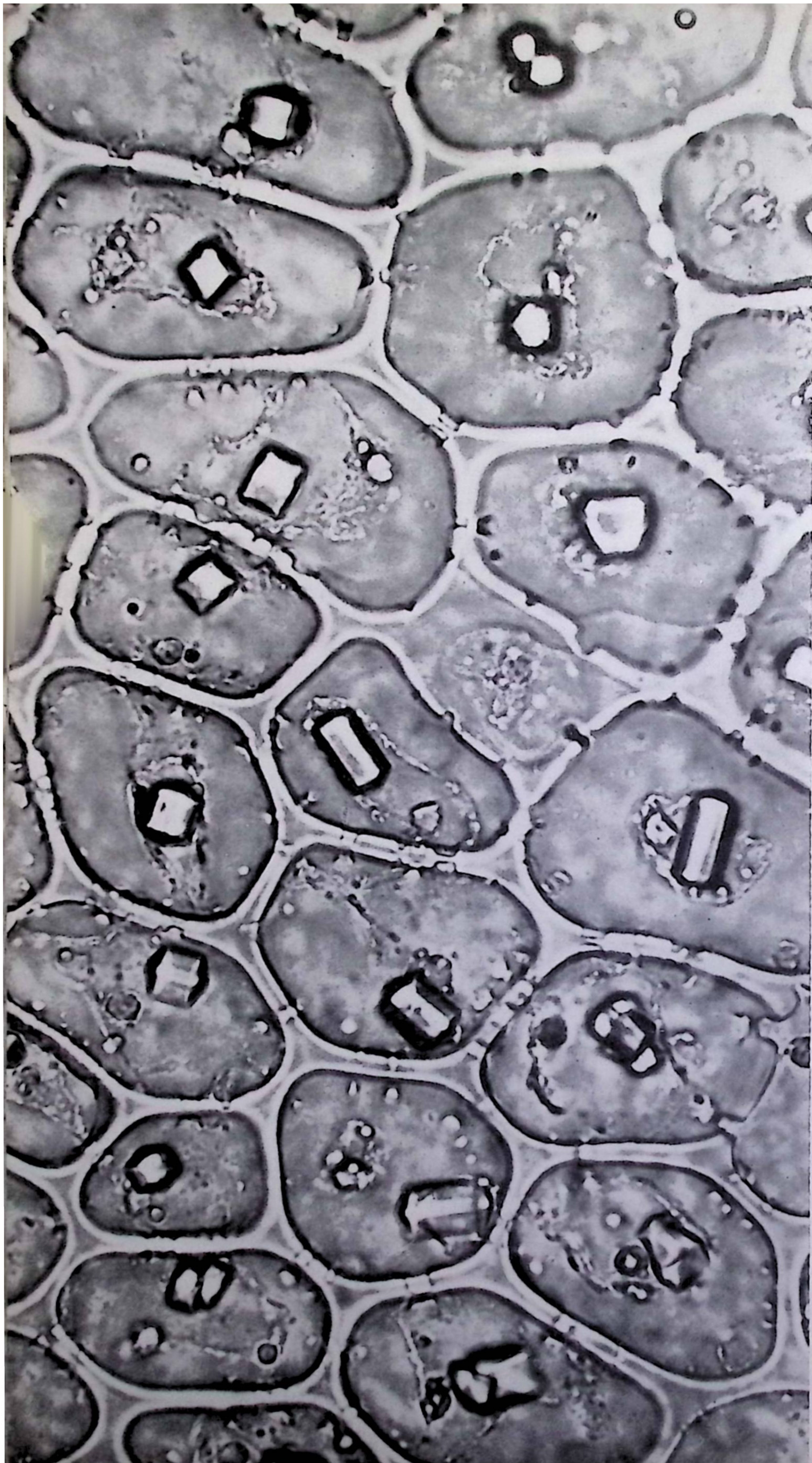




20. Heterogén aleuron-szemcsék a *Ricinus* magvának belső táplálószövetében (Eredeti – *Fridvalszky*)

22. Cisztolit a *Ficus elastica* levelében (Eredeti – *Fridvalszky*) ⟶

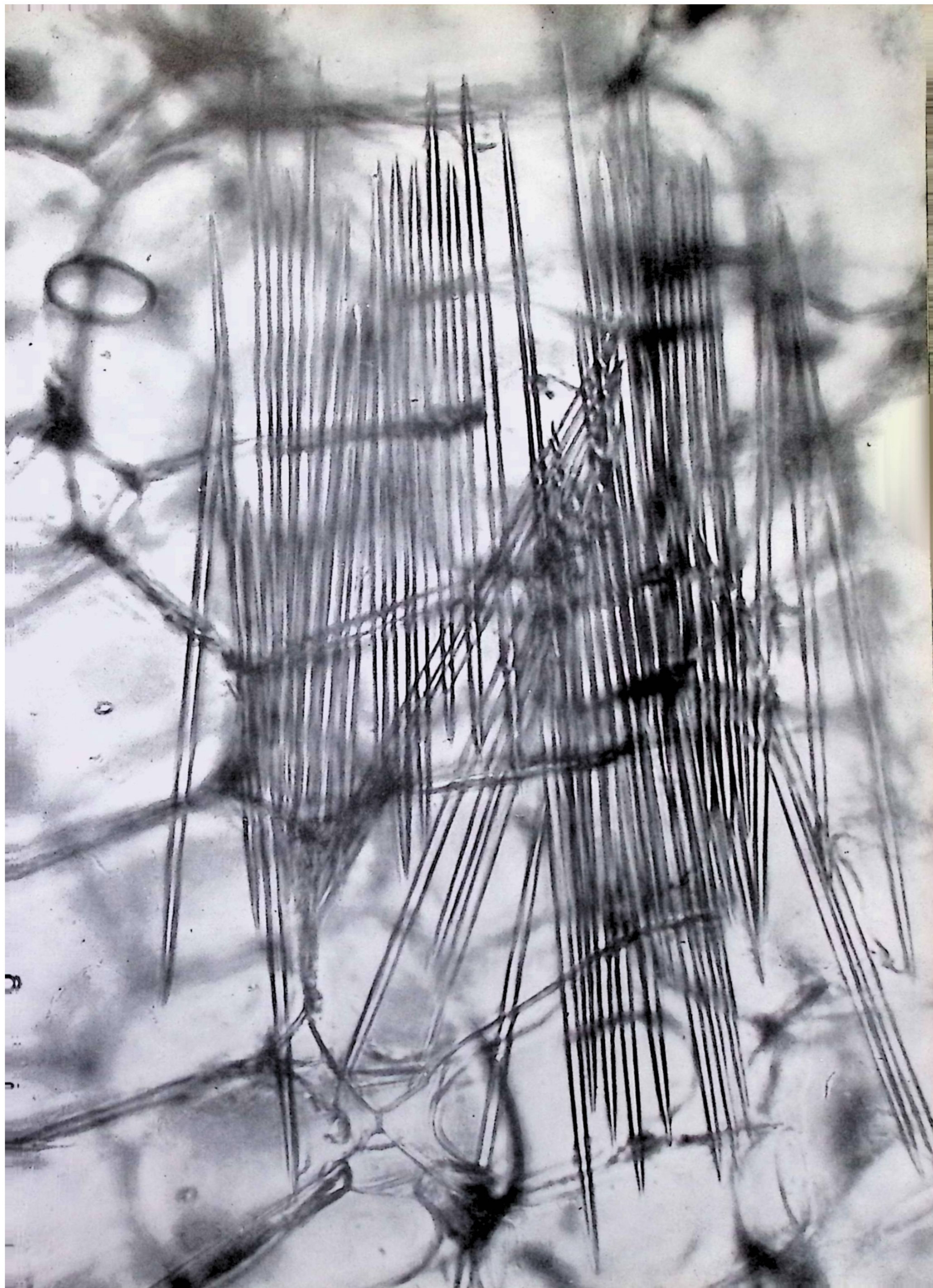




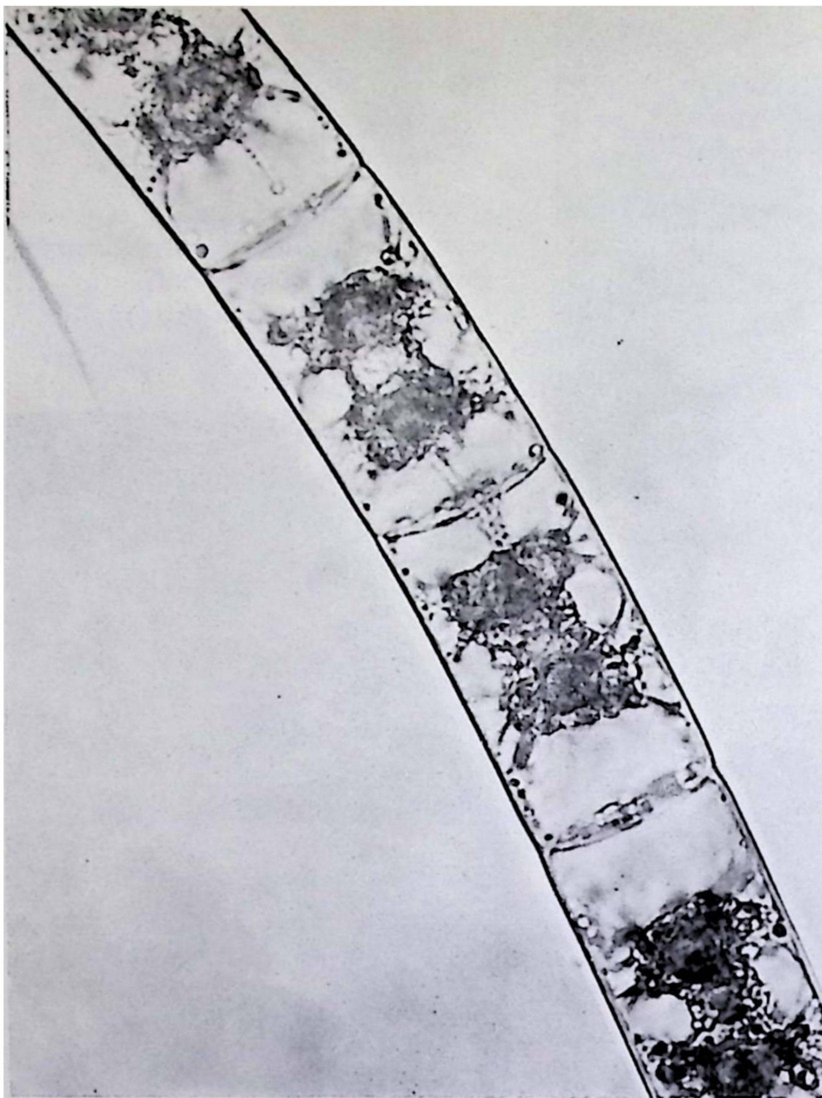
a

21. a – Kalcium-oxalát-kristályok a vanília epidermiszének sejtjeiben (Eredeti – *Fridvalszky*);

b – szétesett kristálykéve (rafid) az *Agave* levelében

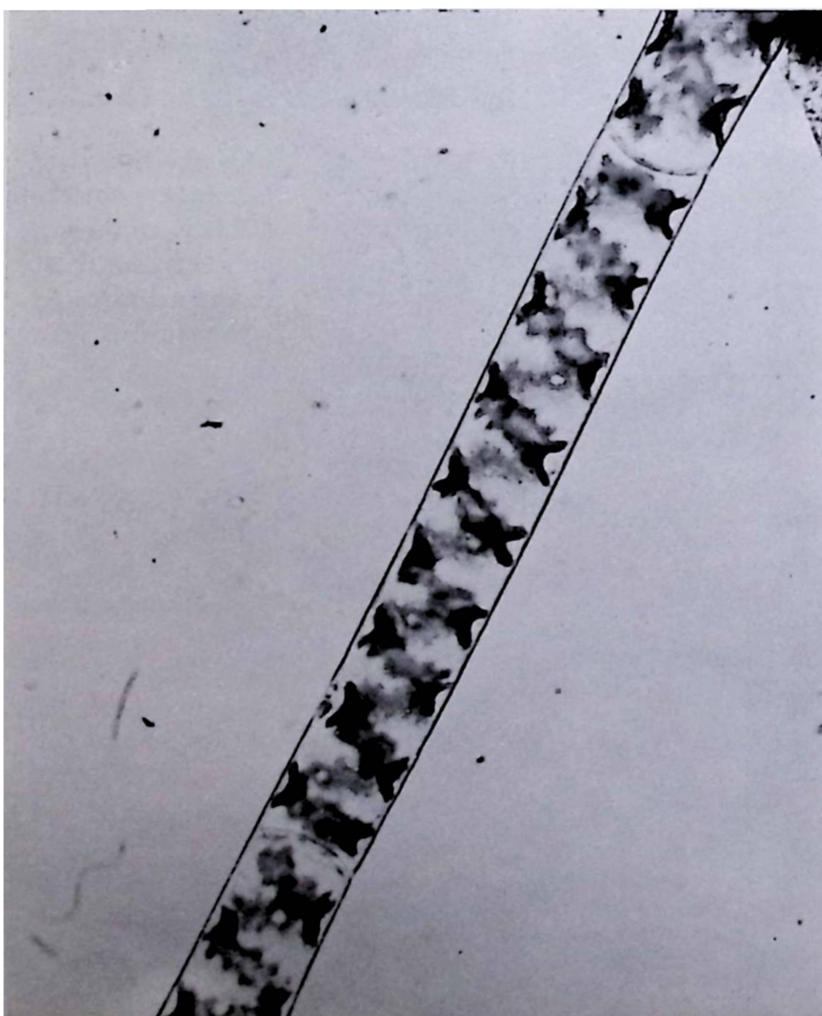


a



25. Élő alga-sejtek nagy kloroplasztiszokkal:
a – *Zygnema*,

b



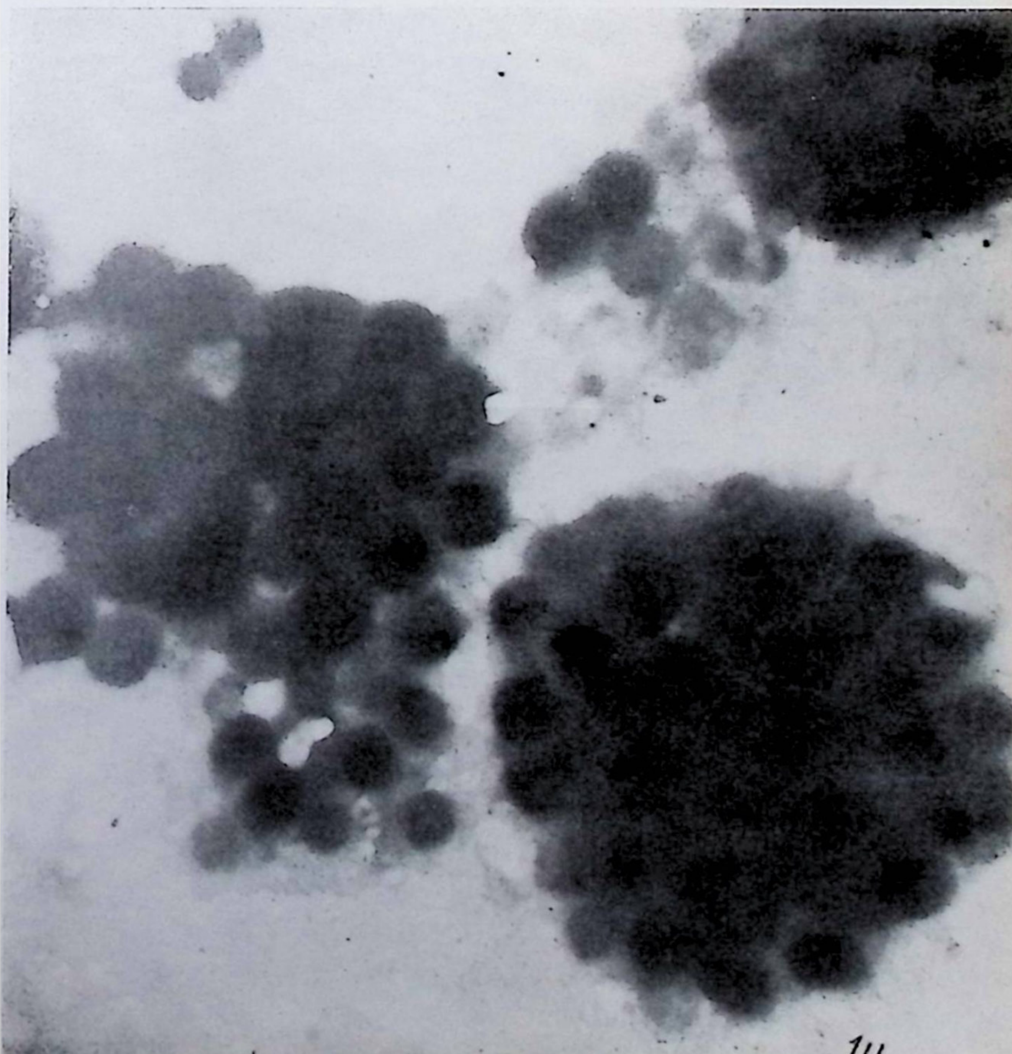
b – *Spyrogyra*
(Eredeti – *Fridvalszky*)

a



26. a – Gránumos kloroplasztiszok a *Dracaena* levelének sejtjében;

b

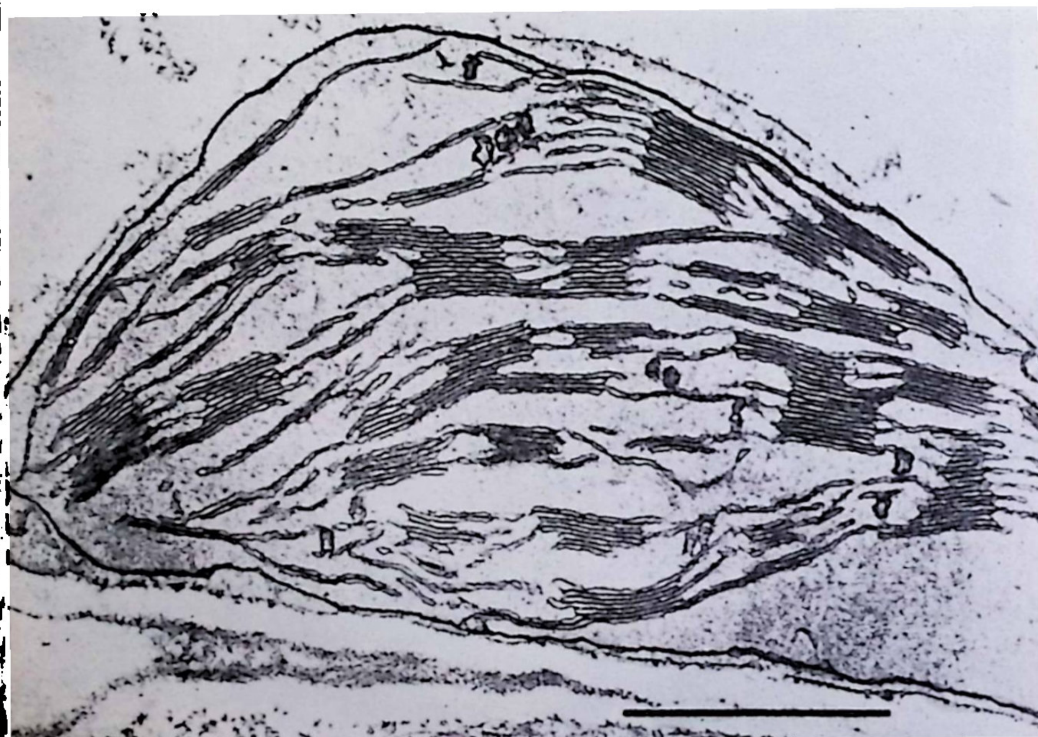


b – Gránumos kloroplasztisz elektronmikroszkópos képe



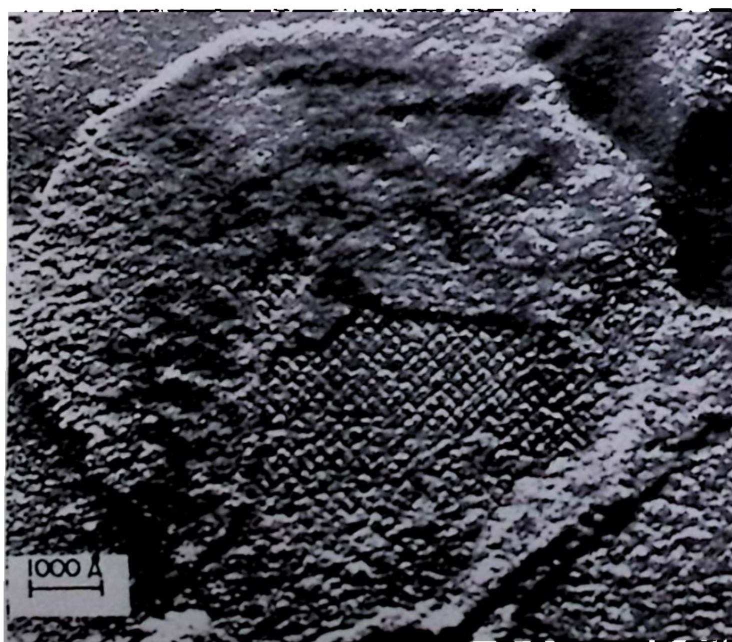
a

27. a – Lamelláris felépítésű kloroplasztisz a *Bothrydium granulatum*ban (N. *Rakován* Júlia elektronmikroszkópos felvétele);



b

b – lencse alakú, gránumos kloroplasztisz keresztmetszete;

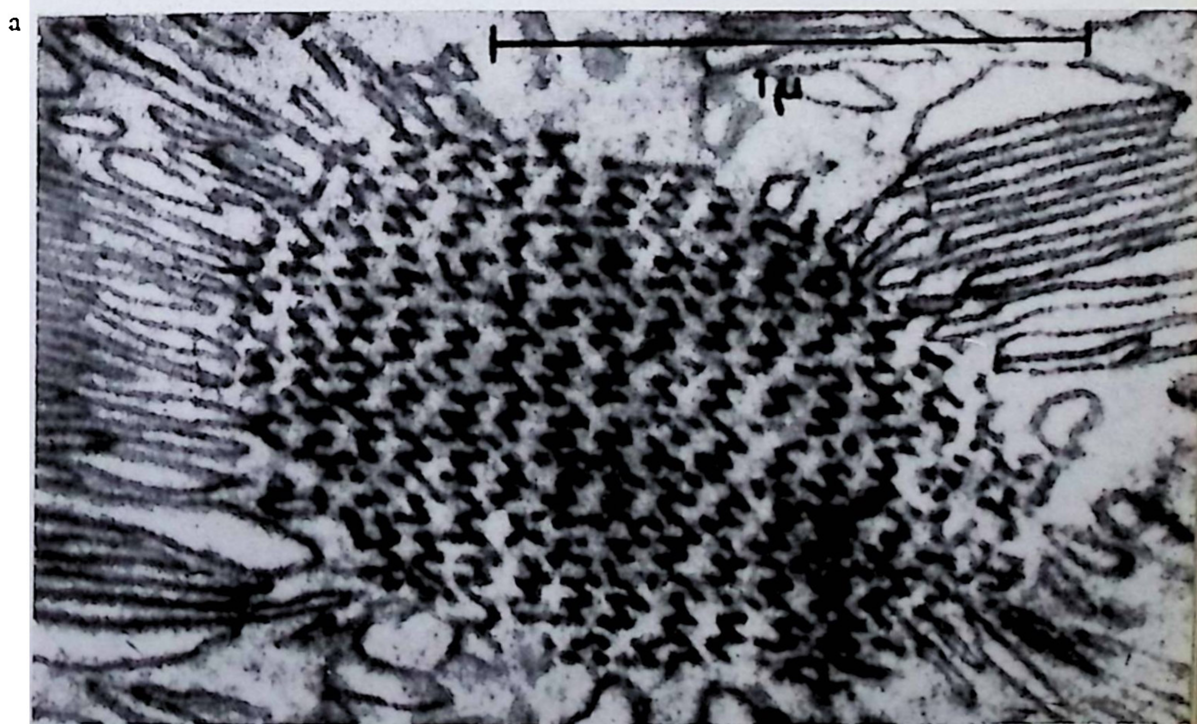


c

c – egy gránumlamella makromolekuláris struktúrája; nagy felbontású elektronmikroszkópos felvétel

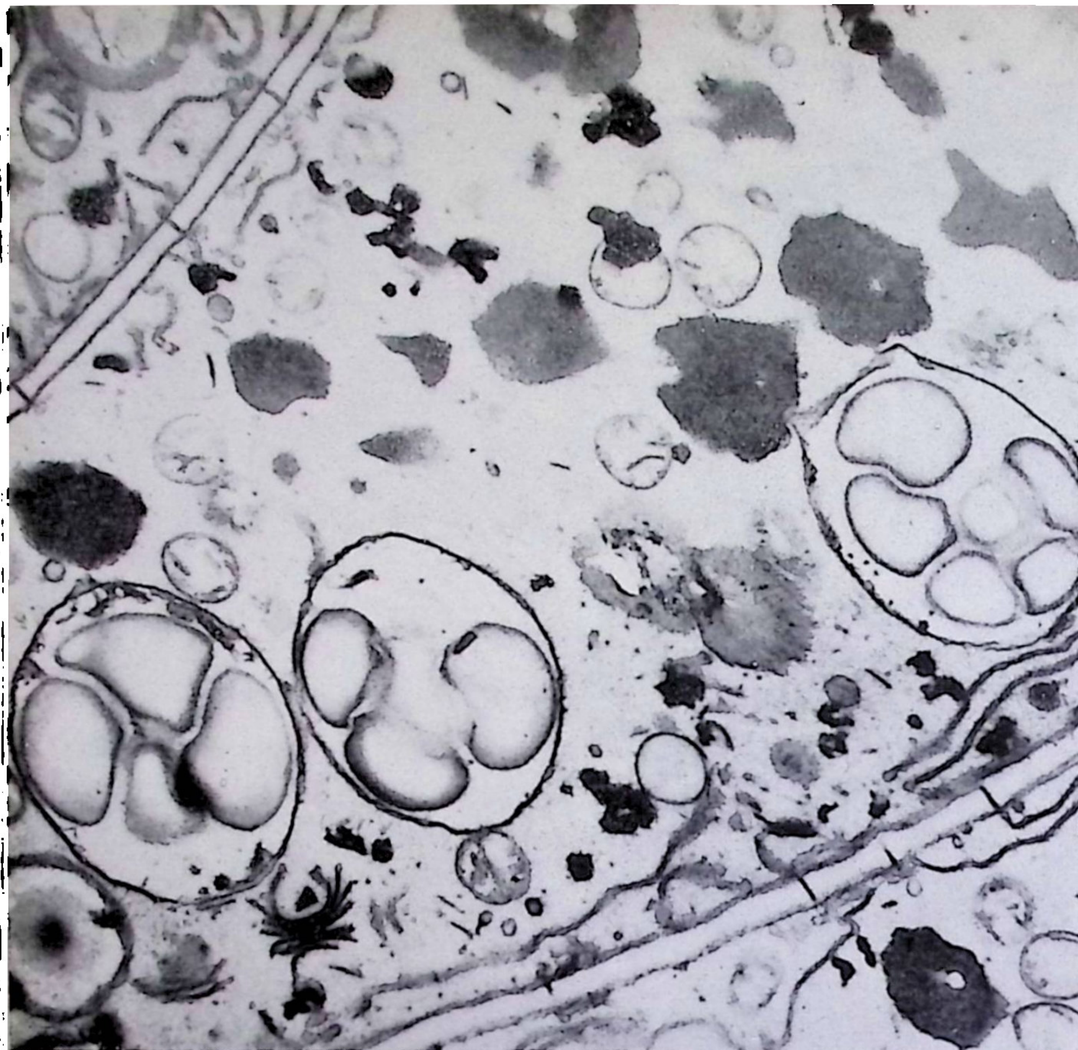
b

a



28. a – Prolamelláris test fejlődő kloroplasztiszban kialakuló lamellákkal;

b – osztódó kloroplasztisz keresztmetszete; elektronmikroszkópos felvétel (*N. Rakován* Júlia felvétele)



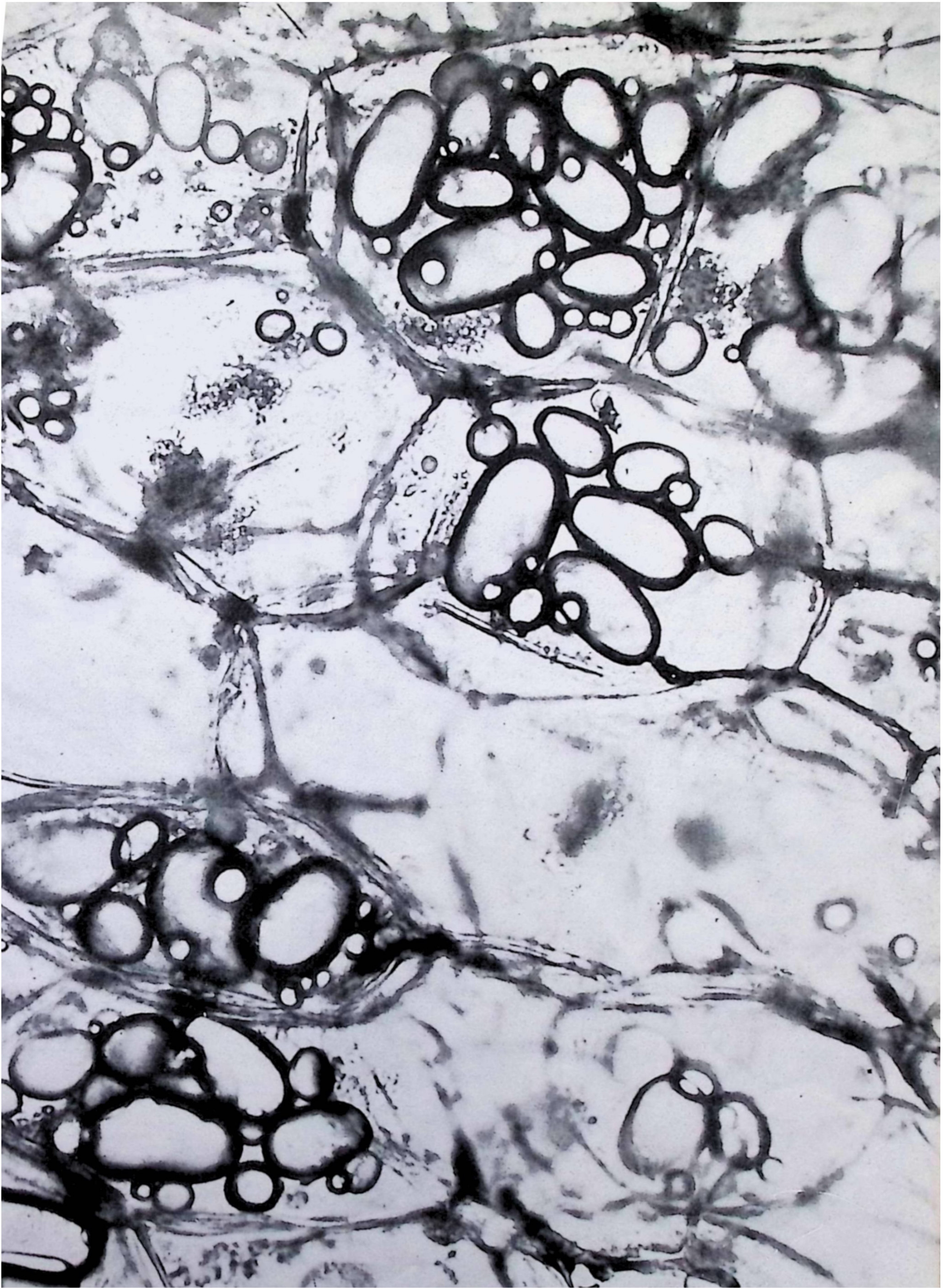
a

29. a – Leukoplasztiszok, bennük kialakult keményítőszemekkel a *Valeriana officinalis* gyökércsúcsában, elektronmikroszkópos felvétel

b – a burgonya keményítője polarizációs mikroszkópban, keresztezett nikolok között

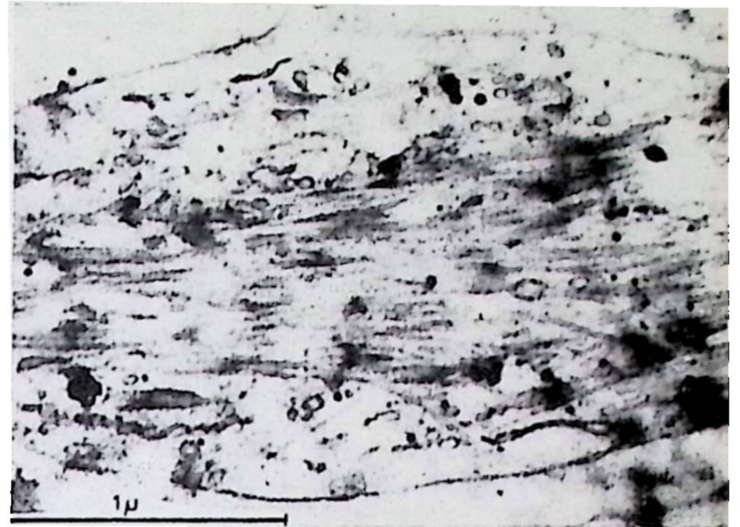
c – keményítőszemek a burgonyagumó raktározó szövetében. (a, c, d, – Eredeti – *Fridvalszky*) ➤

b



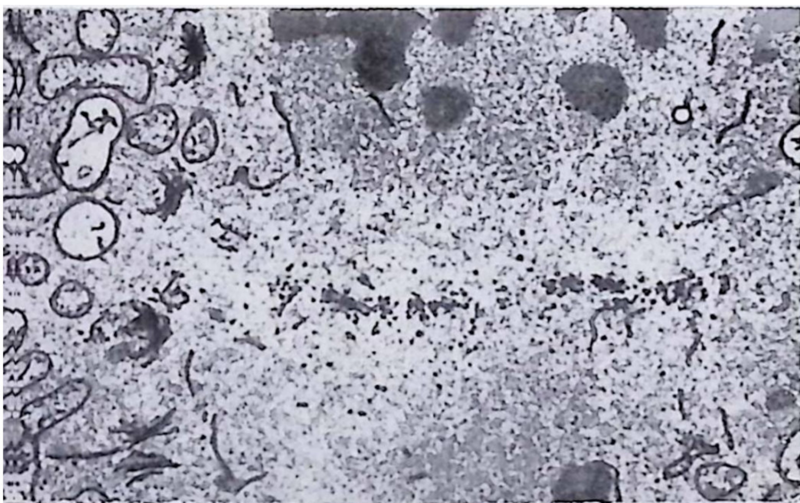


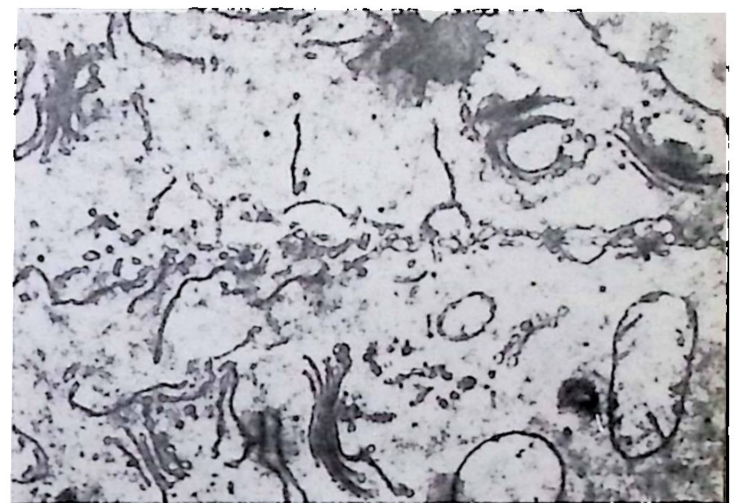




a b

30. Kromoplasztiszok elektronmikroszkópos képe a paprika termésfalában:
a – keresztmetszetben; b – hosszmetszetben



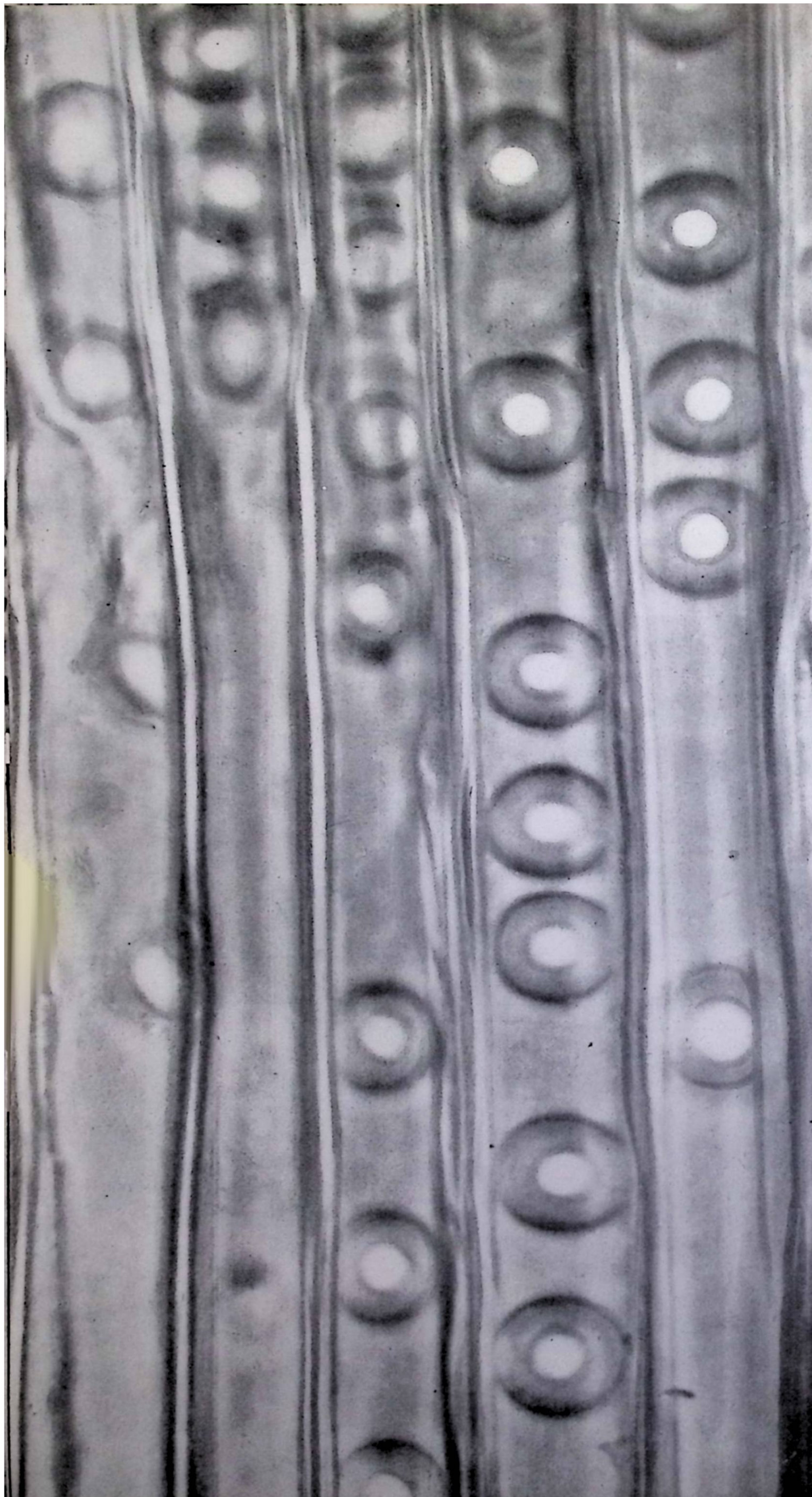


a b

31. Sejtfalképződés a mitózis telofázisában; elektronmikroszkópos felvétel: a – a vezikulumok felhalmozódásának kezdete az ekvatoriális síkban; b – a vezikulumok tömörülése erősebb nagyításban

←

29/d – excentrikusan rétegezett szerkezetű keményítőszemek a burgonyából;



32. Sejtfalvastagodások:
a – udvaros-gödörkés vastagodások – felülnézetben – az erdei fenyő tracheidáin

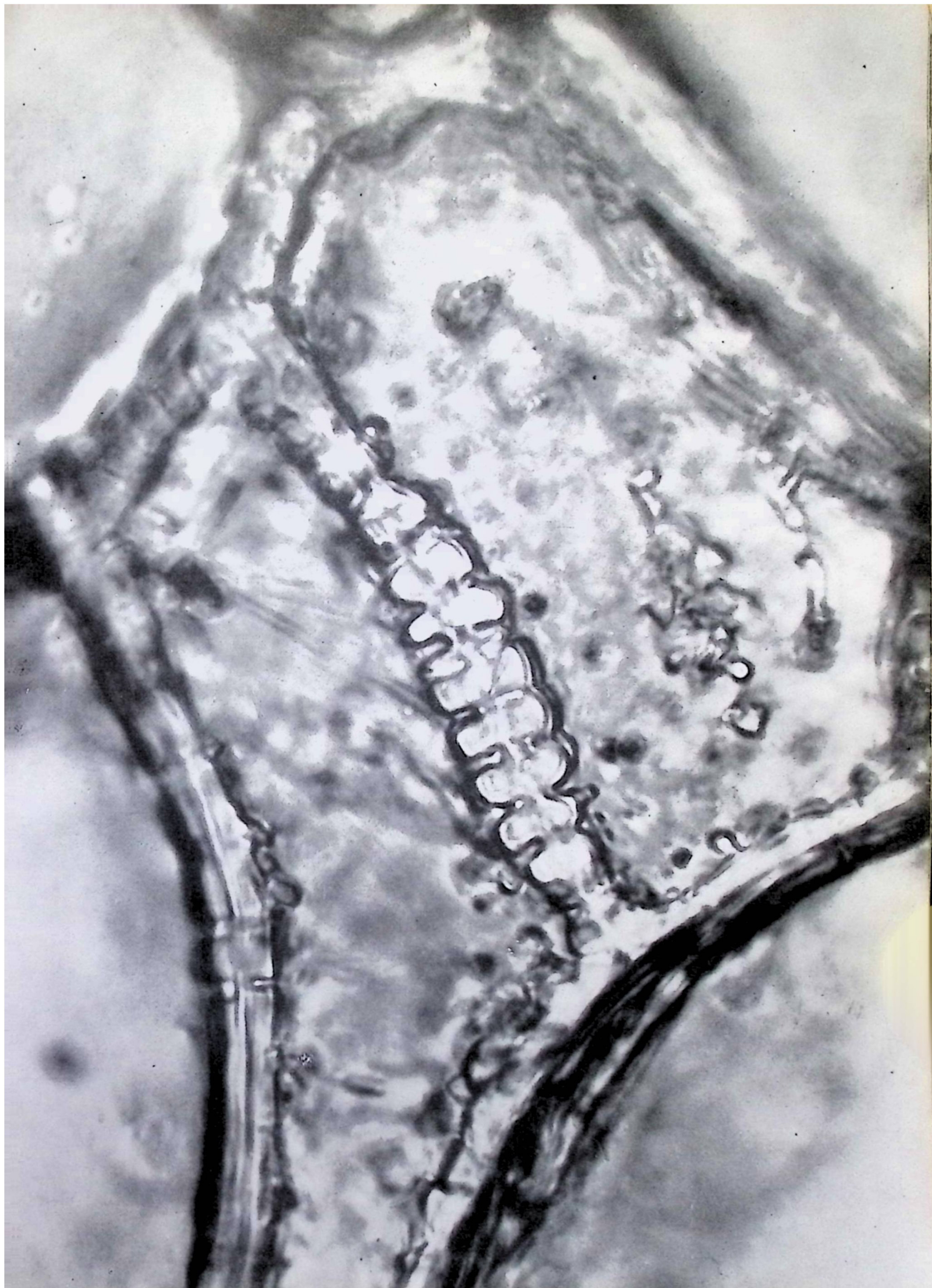
A következő három oldalon:
b – gödörkésen vastagodott sejtfal oldalnézetben a rózsaág bélszövetében;

c – vastag, réteges felépítésű sejtfal a begónia levelében (a sejtfalban csatornák látszanak);

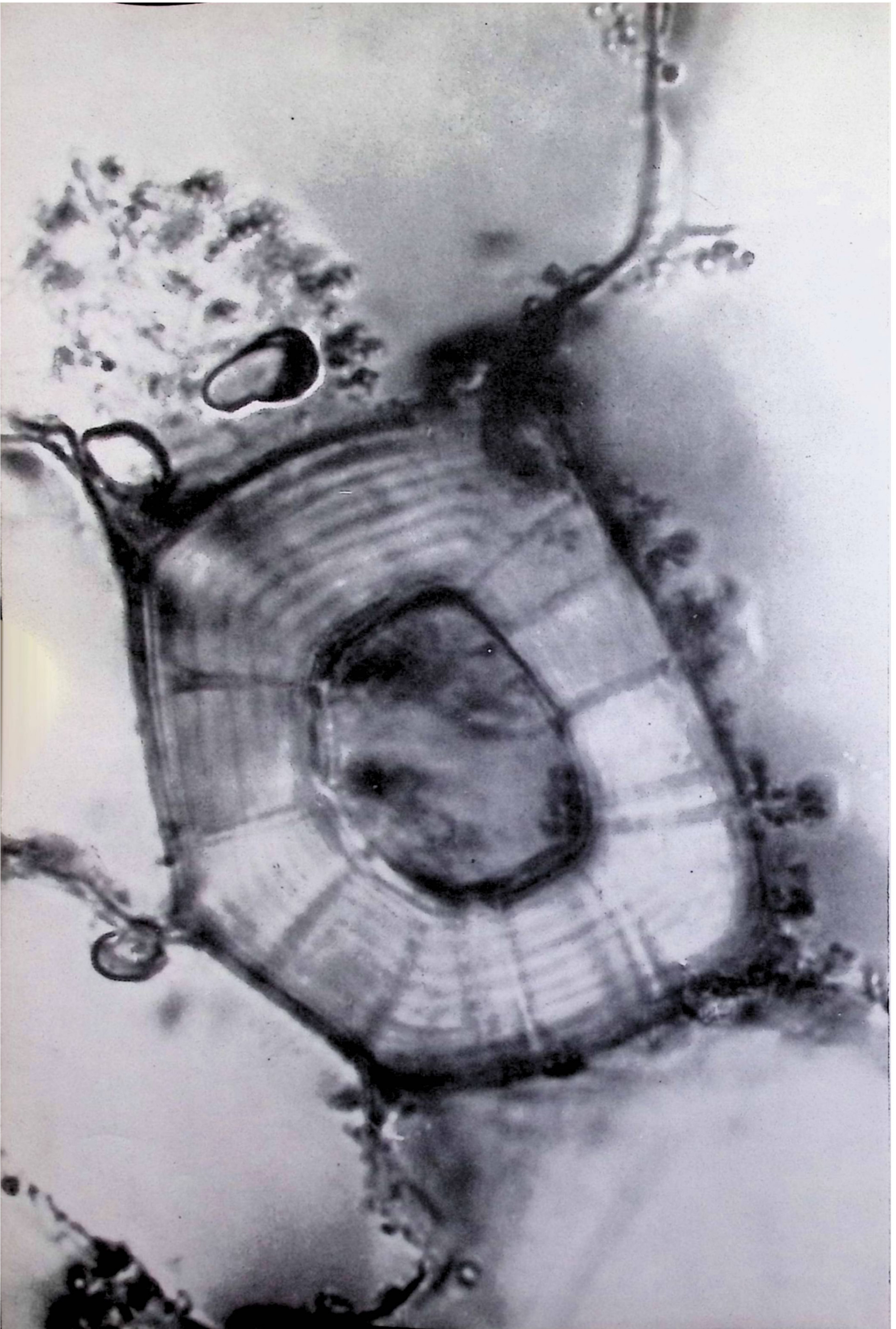
d – spirális falvastagodású tracheidák a vöröshagyma levelében;
(Eredeti – *Fridvalszky*)

a

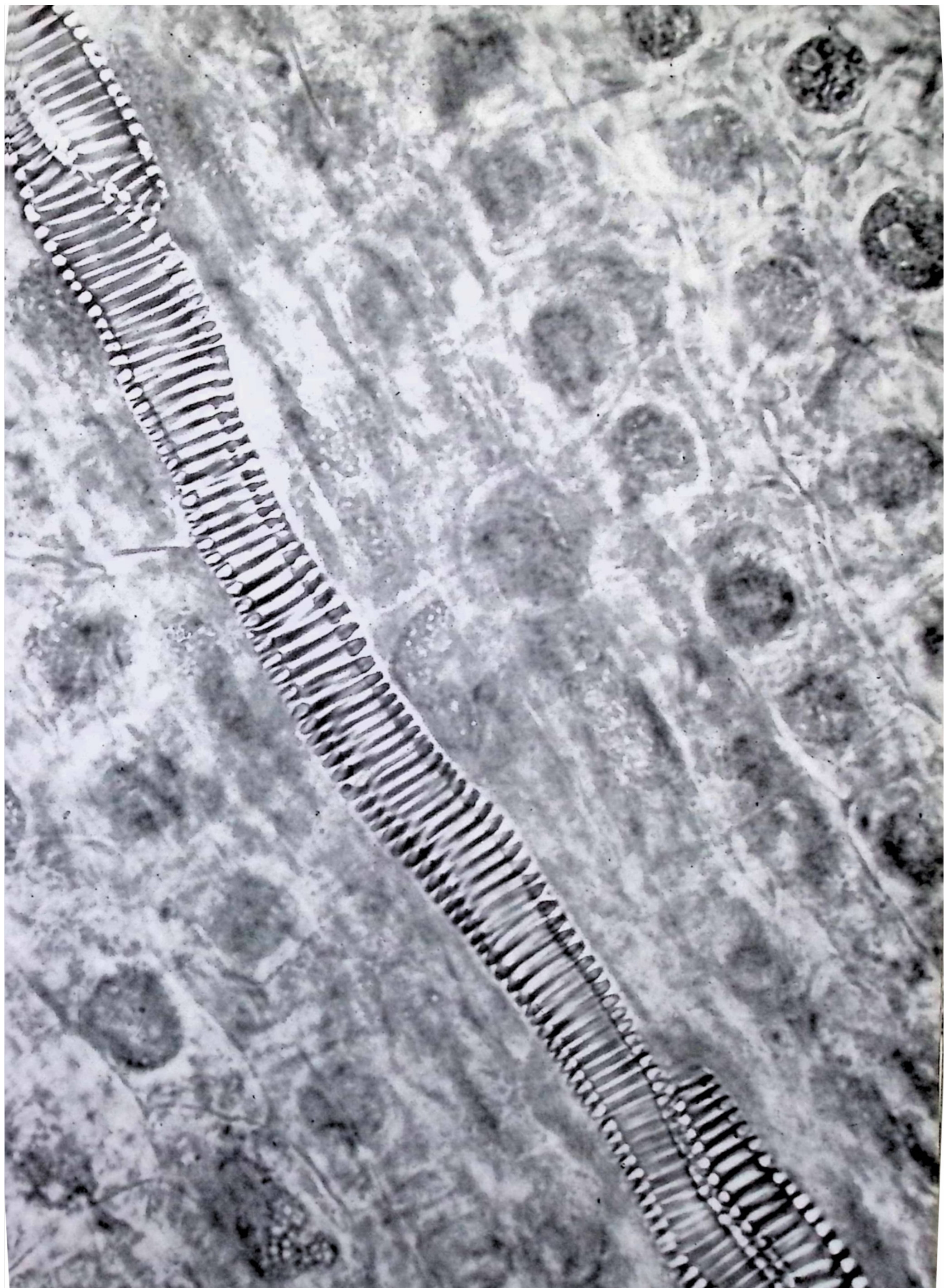
b



32/c



→ 32/d

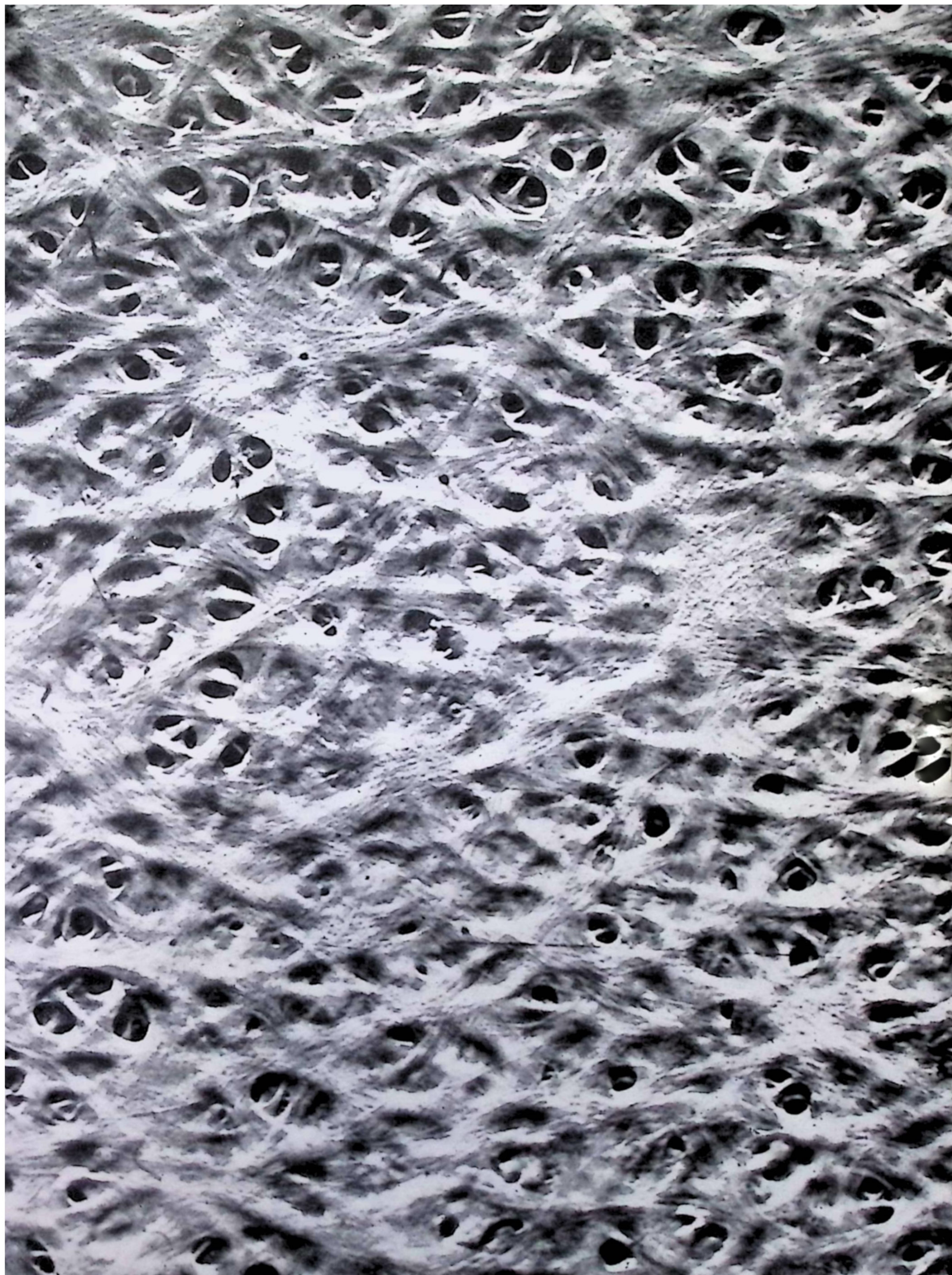


35. a – Pórusos sejtfal elektronmikroszkópos képe csillárkamoszatból: a mikrofibrillum szövetében képződött pórusokon citoplazmaszálak (plazmodezmák) hatolnak át egyik sejtből a másikba (eredeti – *Fridvalszky*);

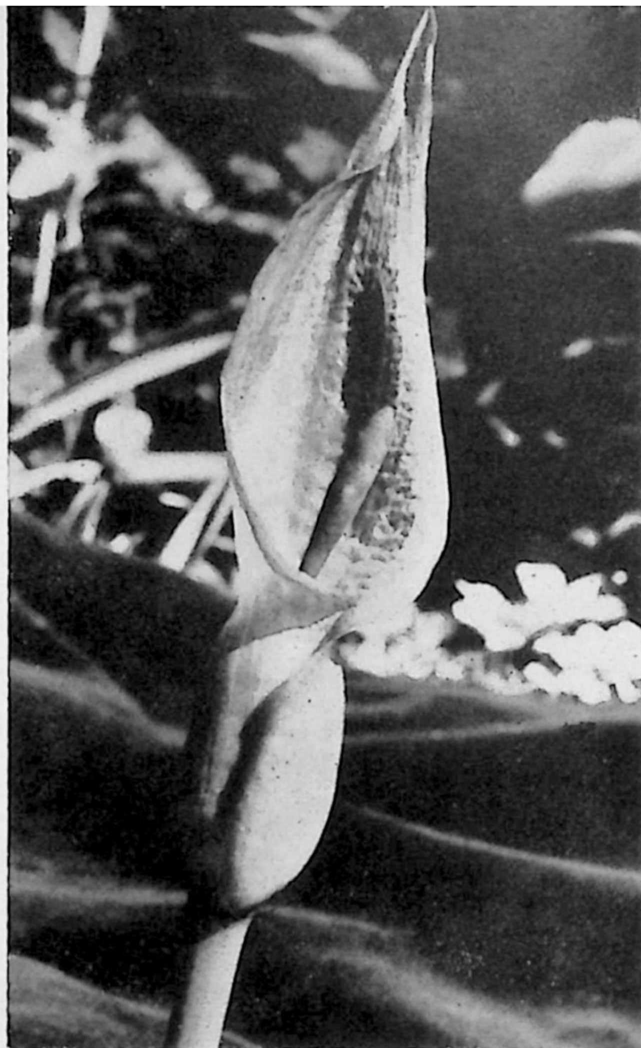
b – egy gödörke elektronmikroszkópos képe: a gödörkén belül az elsődleges sejtfalréteg pórusos szövedékén plazmodezmák hatolnak át ——→

a b









36. Virágzati buroklevél



40. Balra fent: a birsalma virágrügye

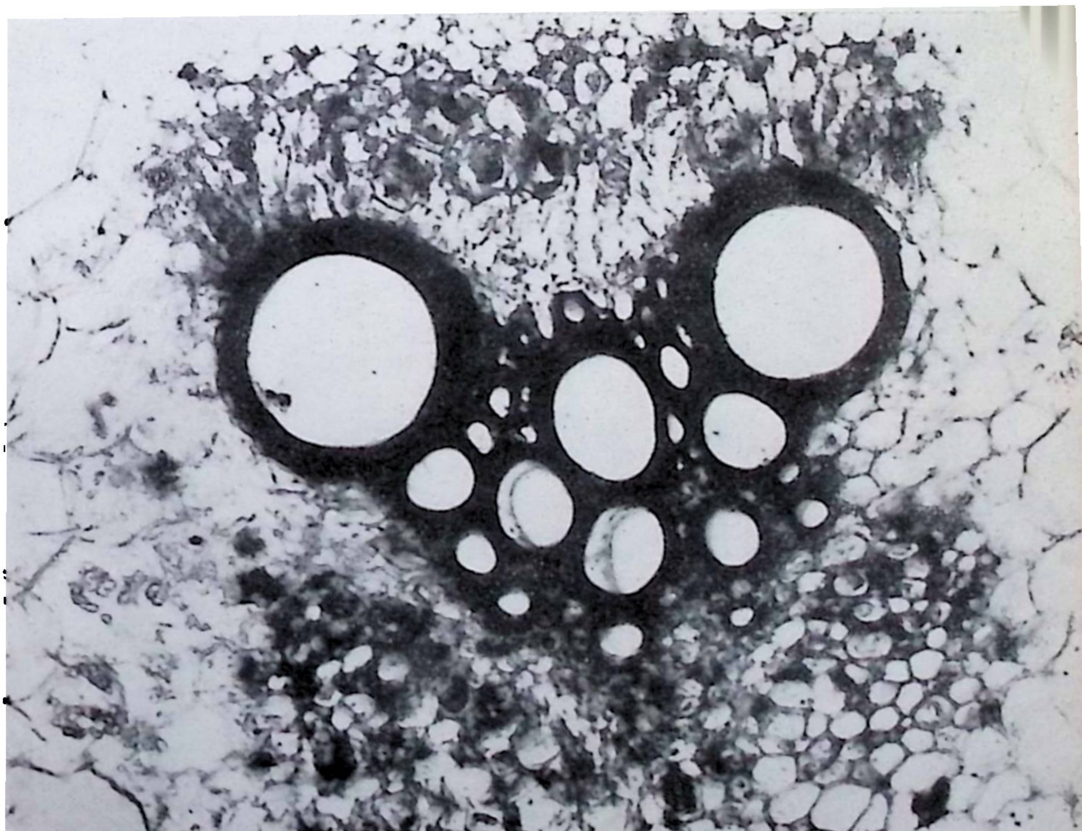
41. A birsalma virágának rügyfakadása



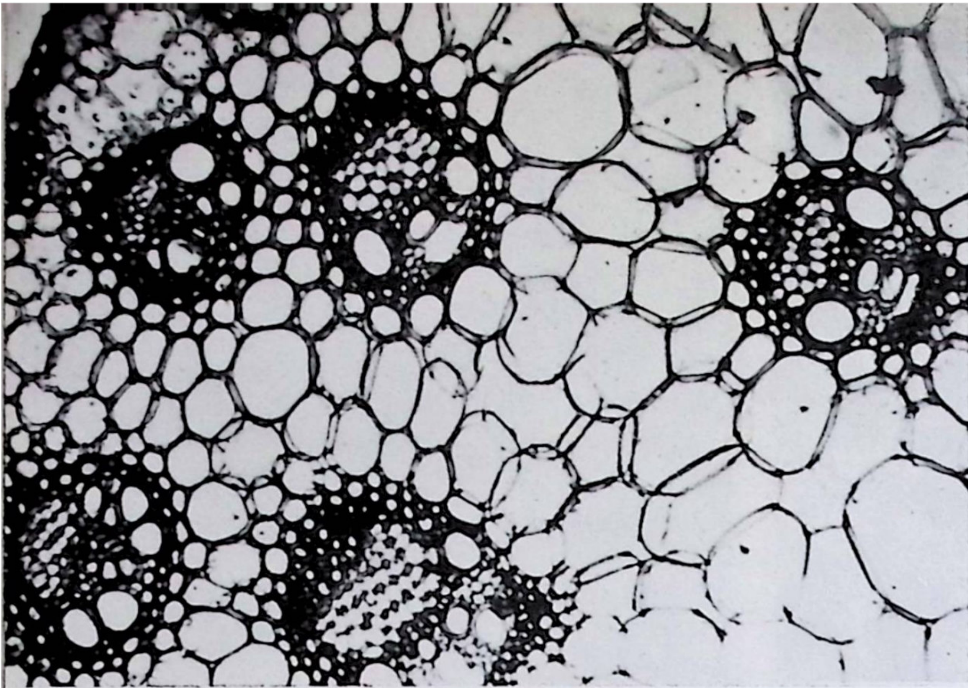


42. A farkasalma fiatal szárának keresztmetszeti részlete

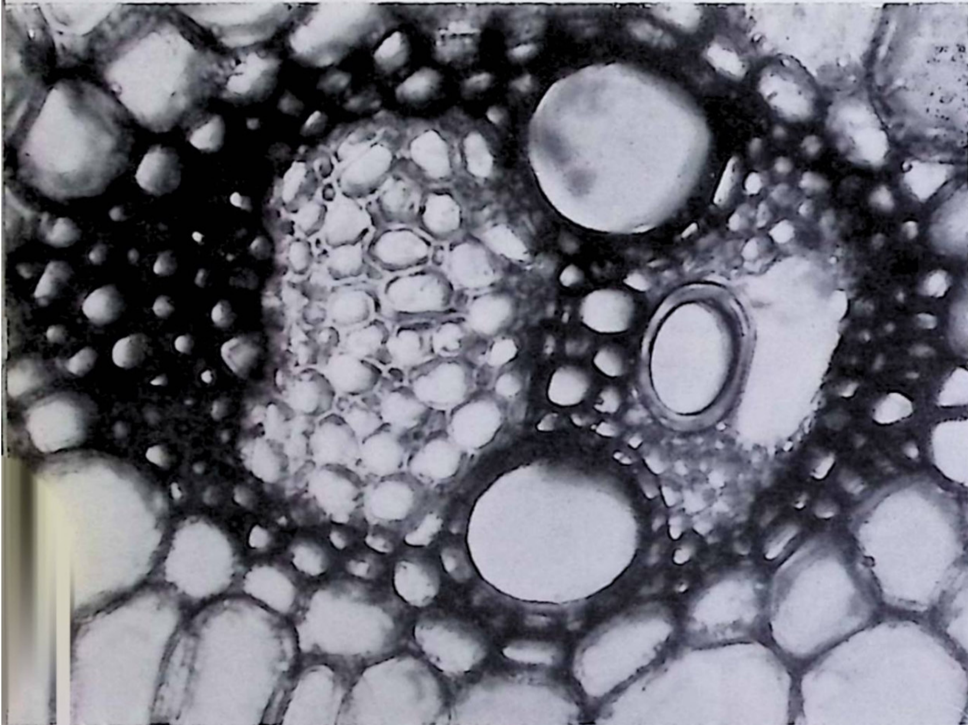
43. Jobbra: részlet a hársfa fiatal szárának keresztmetszetéből



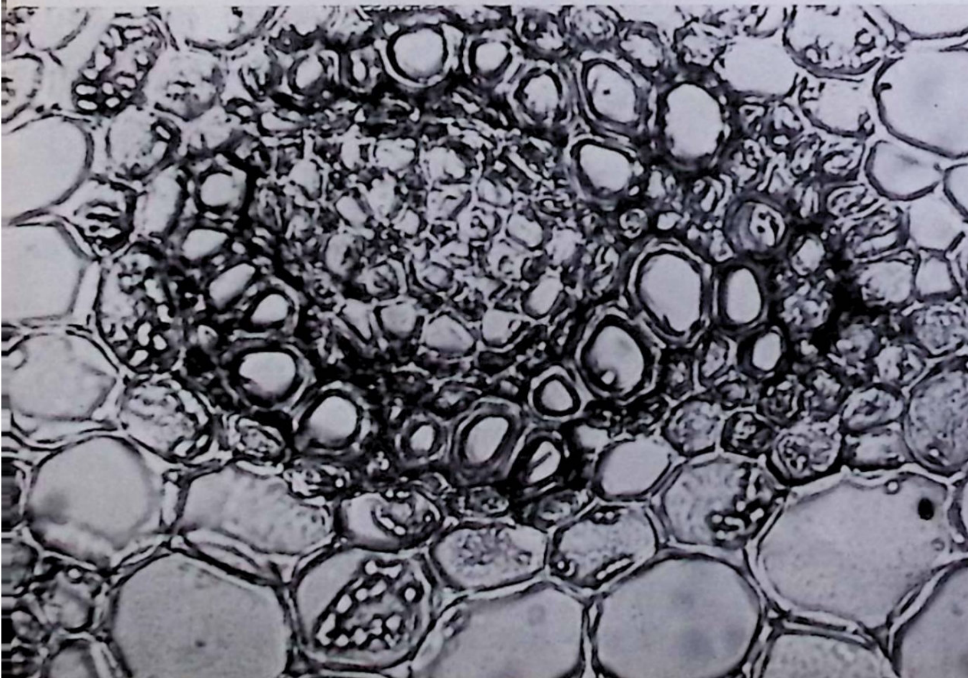
44. A tök szárának keresztmetszete, bikollaterális szállítónyalábbal



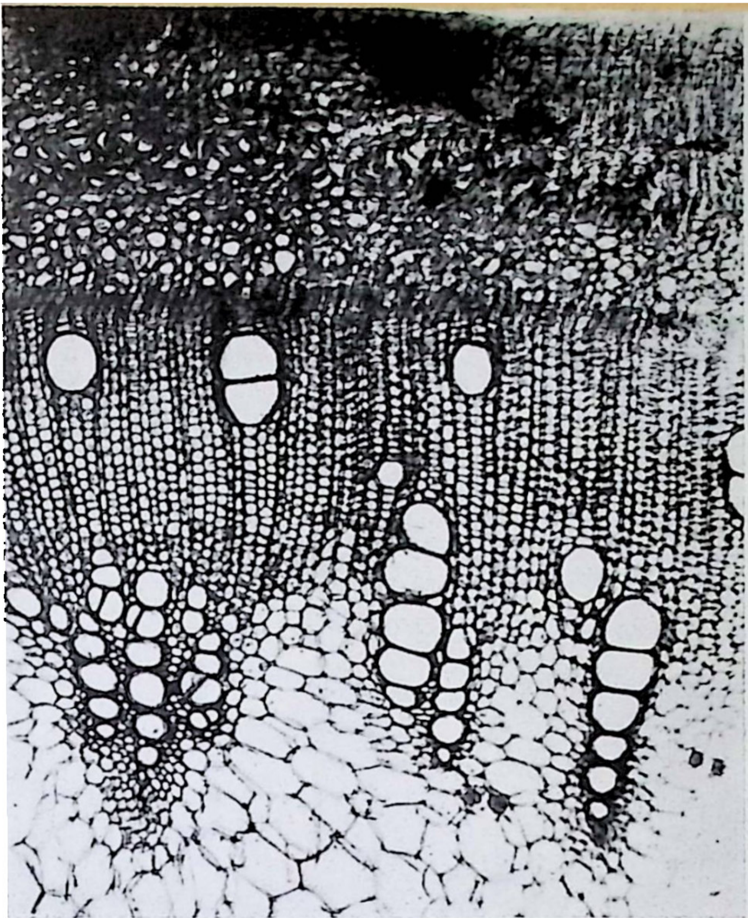
45. A kukoricaszár keresztmetszetének részlete



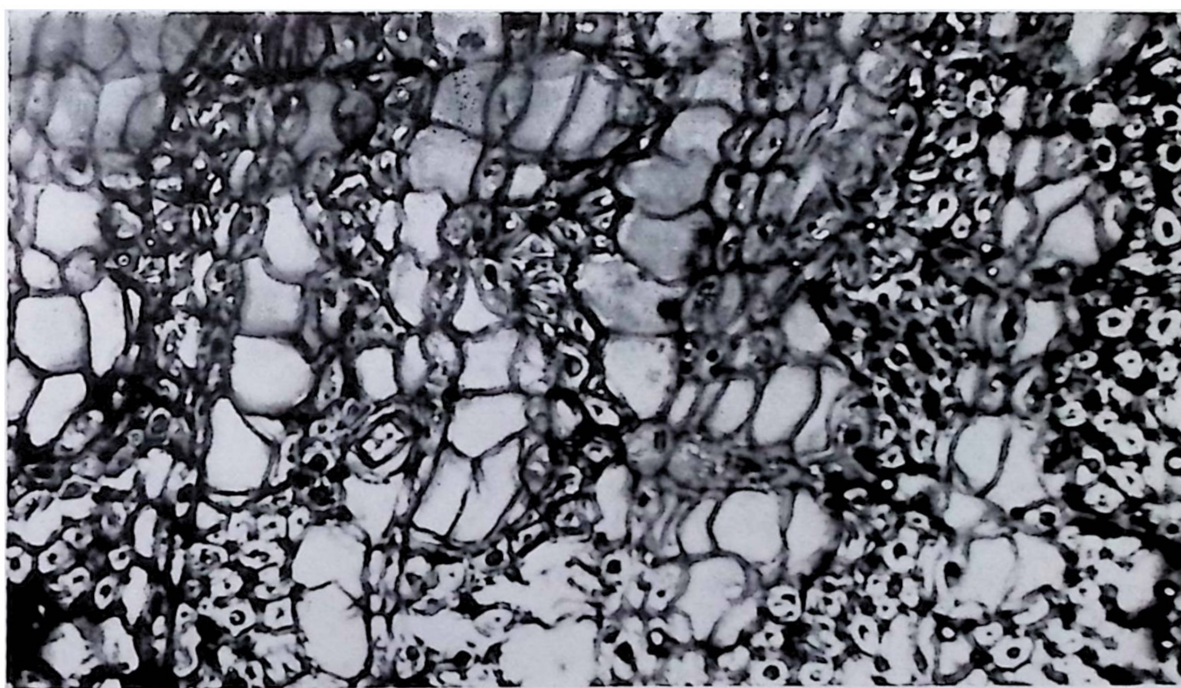
46. A kukoricaszár keresztmetszetéből kinagyított kollaterális, zárt szállítónyaláb



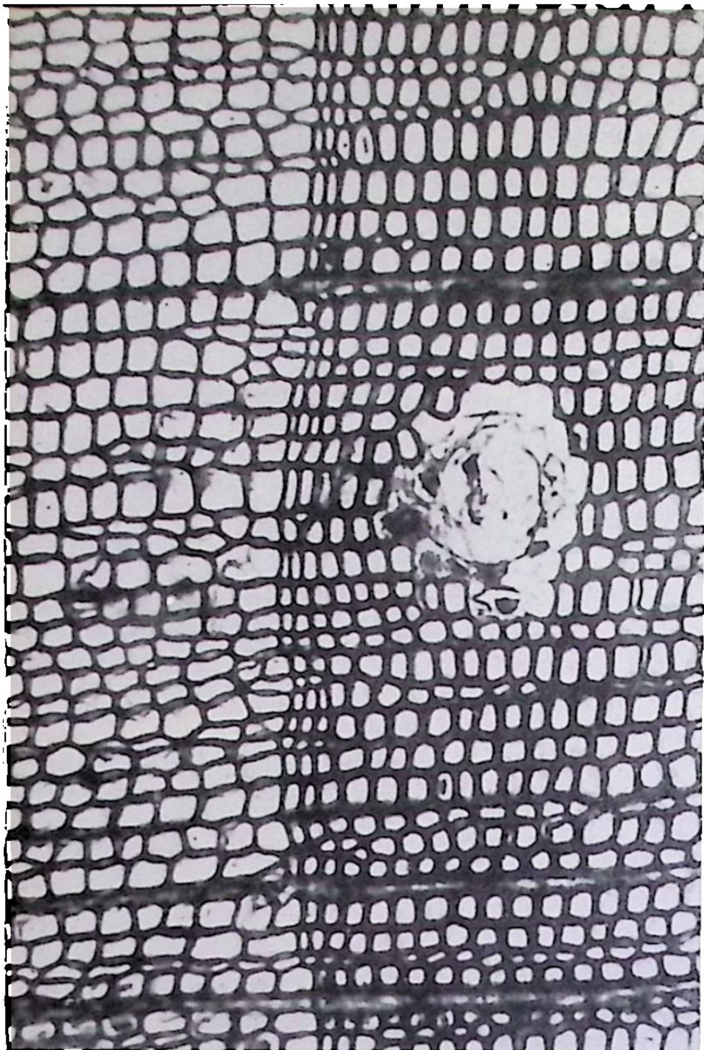
47. A gyöngyvirág rhizómájának keresztmetszete: amfivazális szállítónyaláb



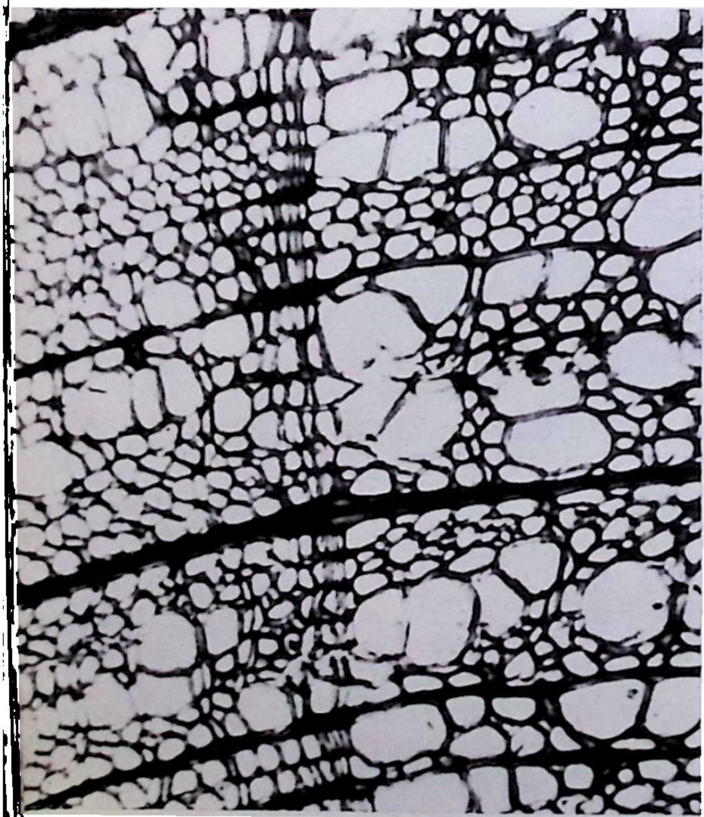
48. A ricinus idősebb szárának keresztmetszeti részlete



49. A hársfa idősebb szárának keresztmetszete: részlet a háncstestből



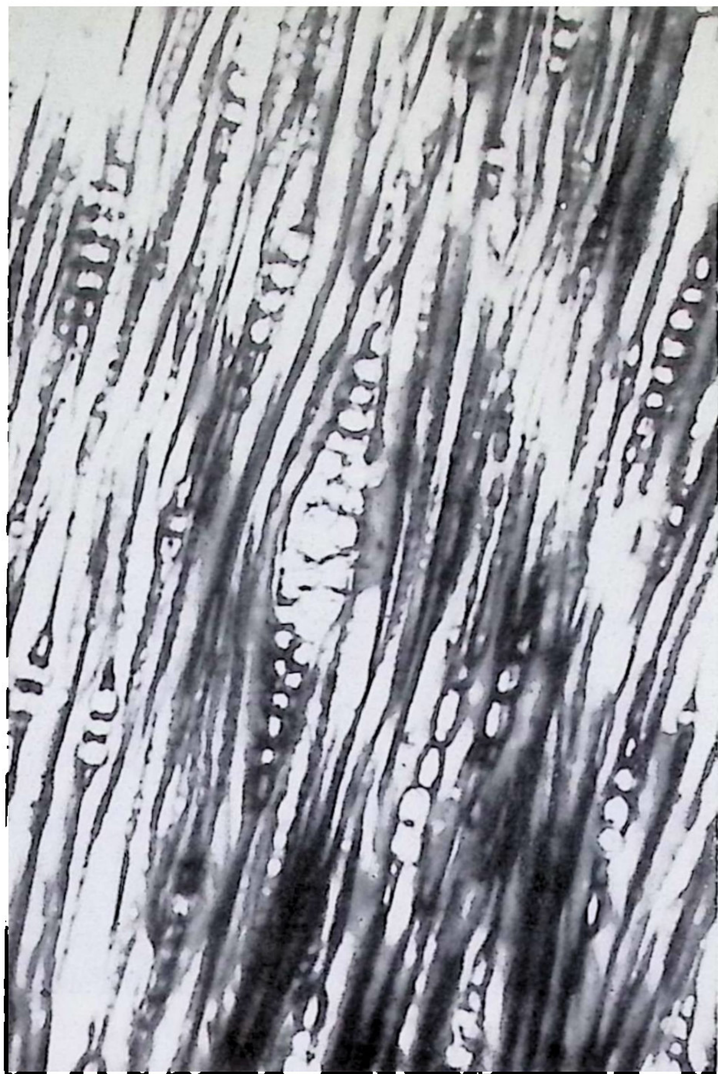


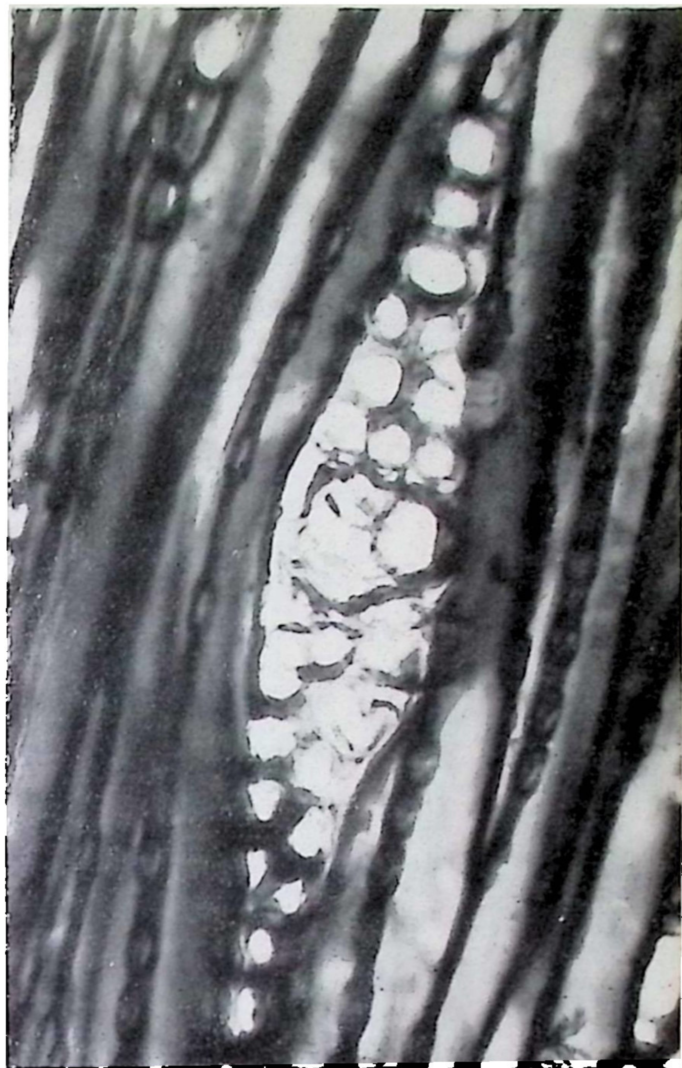


50. A fenyő fatestének részlete – radiális hosszmetszetben

51. Balra fent: részlet a fenyő fatestének keresztmetszetéből

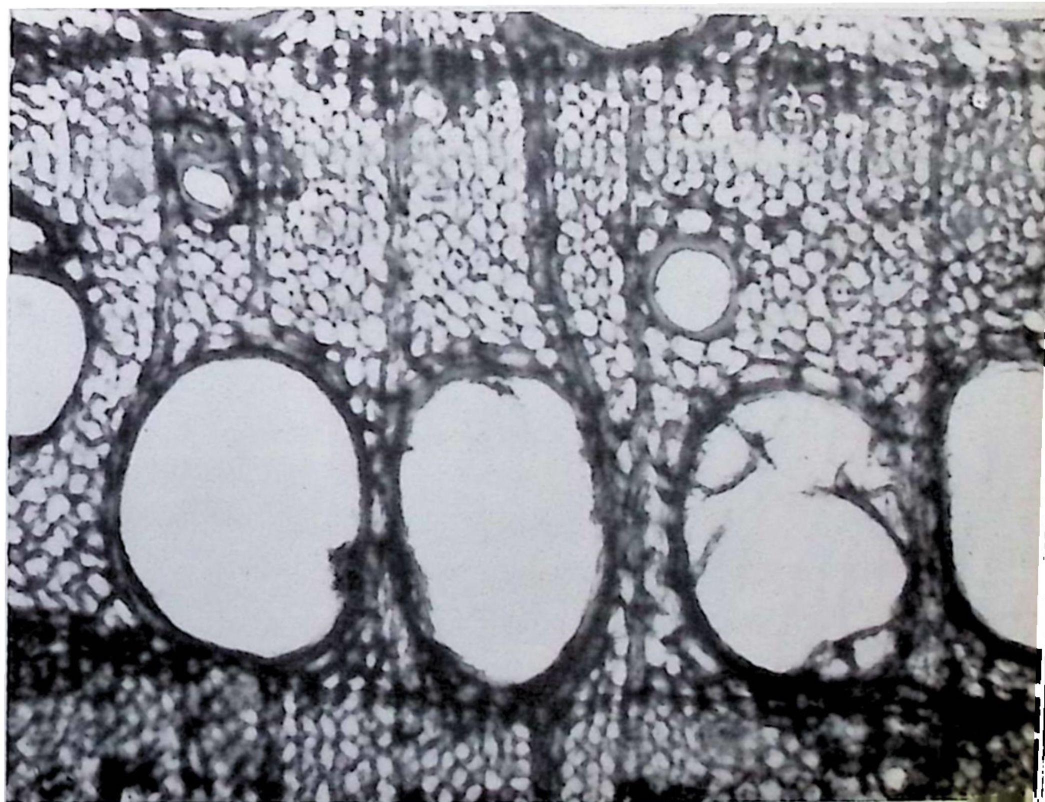
54. A hársfa fatest-keresztmetszetének részlete szórt likacsú szerkezetet mutat





52. Tangenciális hosszmetszet-részlet a fenyő fatestéből

53. Jobbra fent: az előző (52.) kép kinagyított részlete



55. Gyűrűs likacsú szerkezet a kőrisfa fatestének keresztmetszeti képén





56. A hársfa fatestének részlete
radiális hosszmetszetben

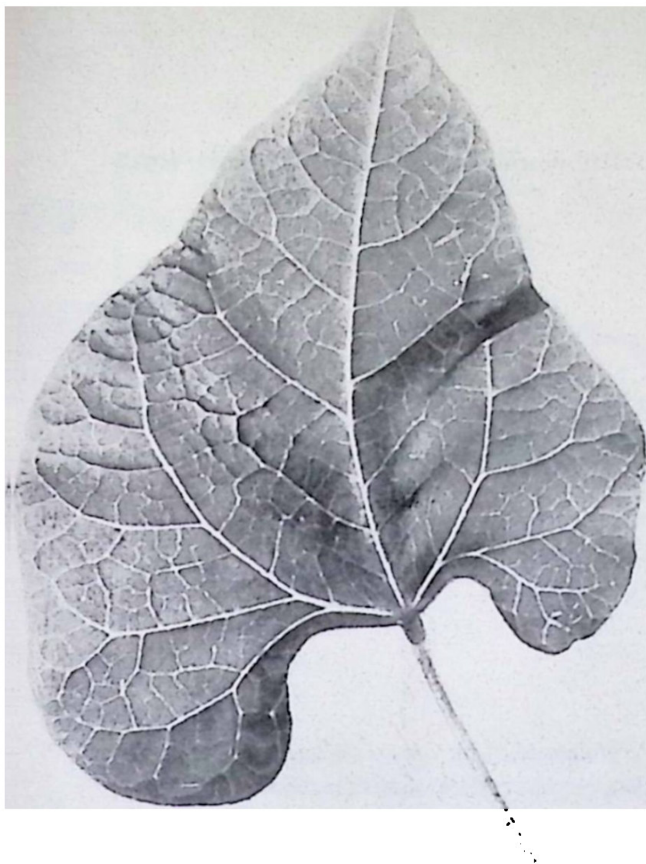
57. Az előző (56.)
kép kinagyított részlete

58. Tangenciális hosszmetszet
a hársfa fatestének részletéről

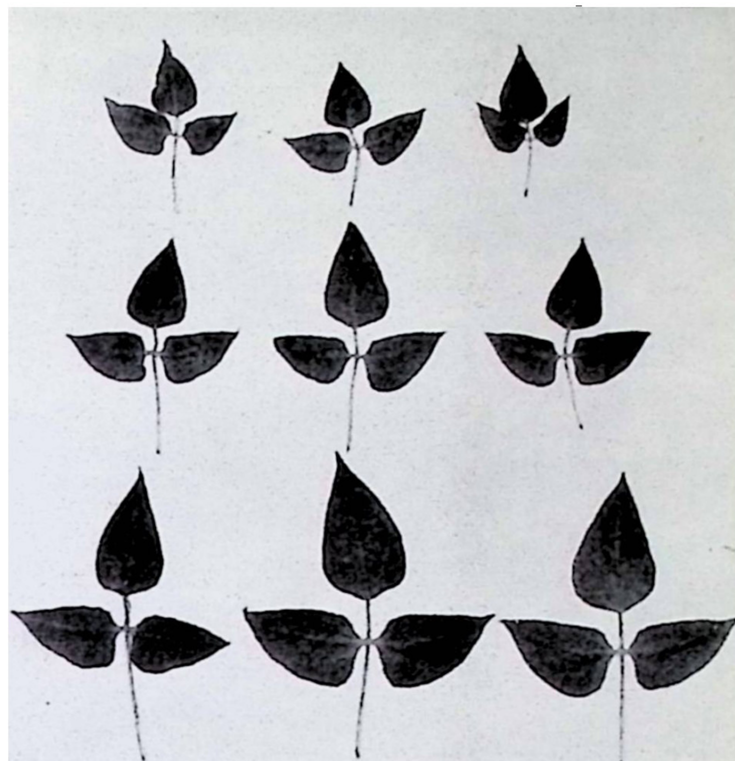
59. Az előző (58.)
kép kinagyított részlete



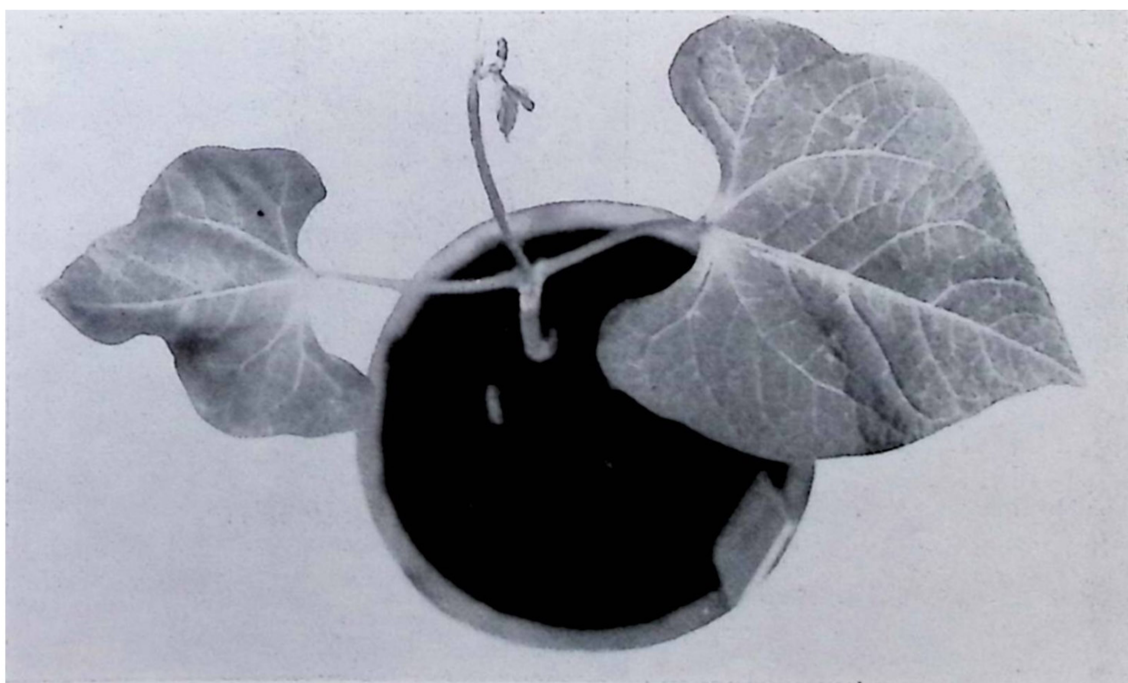




60. Benziladenin hatása a *Pinto* bab elsődleges levelének növekedésére; a baloldali levélfél 6 napon át 30 ppm-es kezelést kapott, míg a jobb oldali kezeletlen



63. Az elsődleges levelek citokinines kezelésének gátló hatása az első trifólium növekedésére, *Pinto* babon. A felső sor 50 ppm-es kinetin-kezelés, a középső 30 ppm-es benziladenin-kezelés gátló hatását mutatja be a hat napos kezelést követő egy hét múlva; az alsó sor a kezeletlen kontrollnövények



62. A Kompolti fehér babfajta citokininnel kezelt első trifóliuma (jobbról), szemben a kezeletlen kontrollal (balról), 6 napig tartó, 30 ppm-es benziladenin-kezelés után, egy hét múlva



64. Mocsári ciprusz *(Taxodium distichum)* légzőgyökerei

65. A *Pandanus platycarpus* 10 m körüli hosszúságú támasztó-tápgyökerekkel, Szumátrából *(Guttenberg* nyomán)

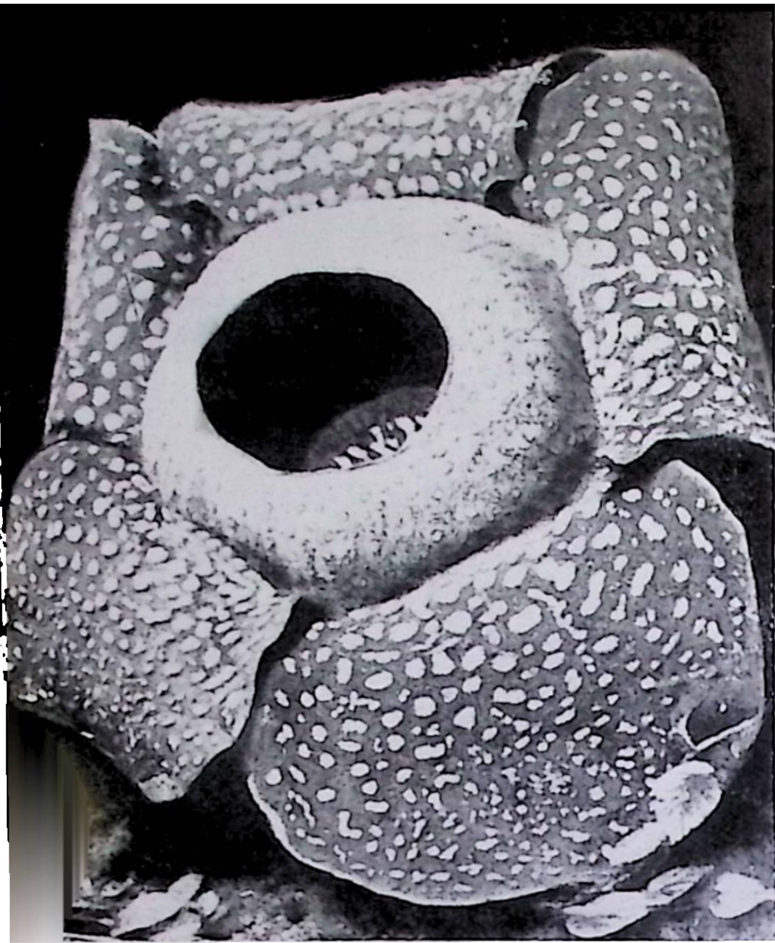


67. A *Platycerium andinum* nevű, fán lakó trópusi páfrány, asszimiláló és humuszlevéllel (*Robbins* nyomán)



66. A *Ficus benjamina* 40 m-es magasságot elérő támasztó tápgyökerei szétrombolnak egy templomfalat (Baliból; *Guttenberg* nyomán)





68. *Rafflesia Arnoldi* a szumátrai őserdőben (*Guttenberg* nyomán)

69. A *Nepenthes tobaica* rovarfogó növény sziklára kapaszkodik – a szumátrai Padangi felföldön (*Guttenberg* nyomán)

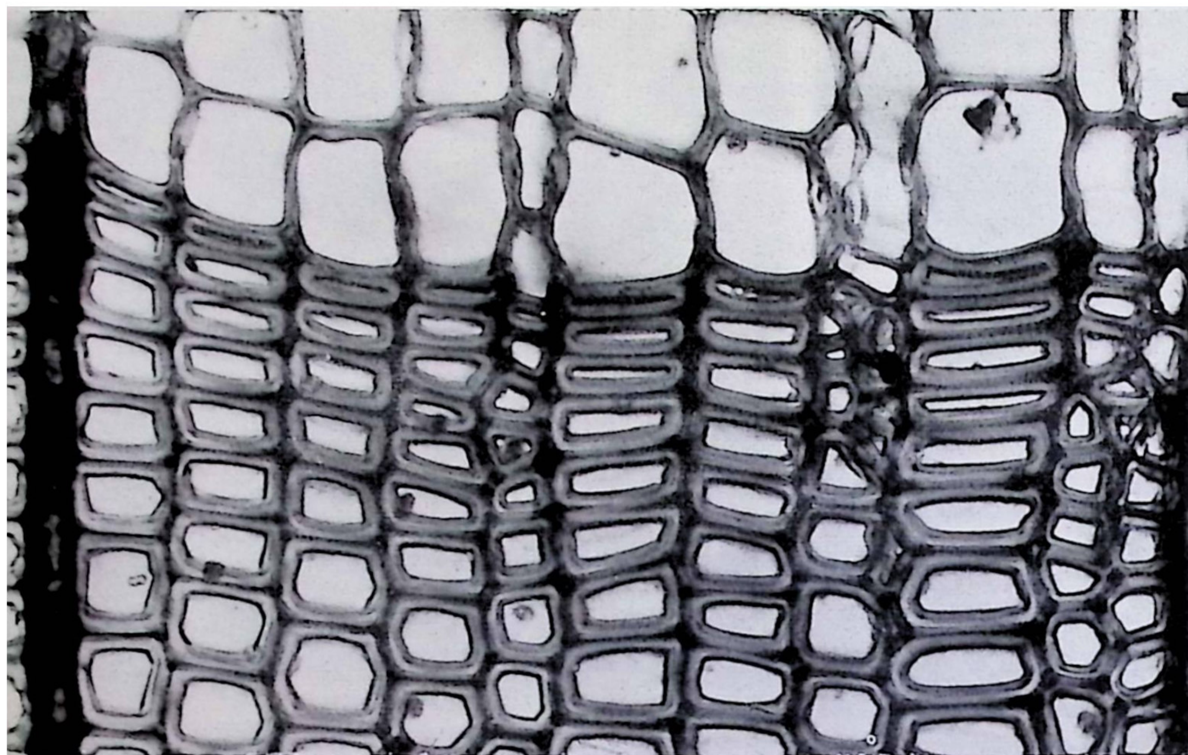


70. Harmadkori égerfalevél (*Alnus* cf. *nepalensis*) lenyomata Eger környékéről (*Andreánszky*, 1966)

71. A mérgező gyilkos galóca és az ehető selyemgomba megkülönböztetése morfológiai alapon: a gyilkos galóca tönkjén gallér van, a selyemgombáén nincs; az utóbbinak a kalapja széle bordás, a gyilkos galócáé nem (Eredeti – *Stieber*)



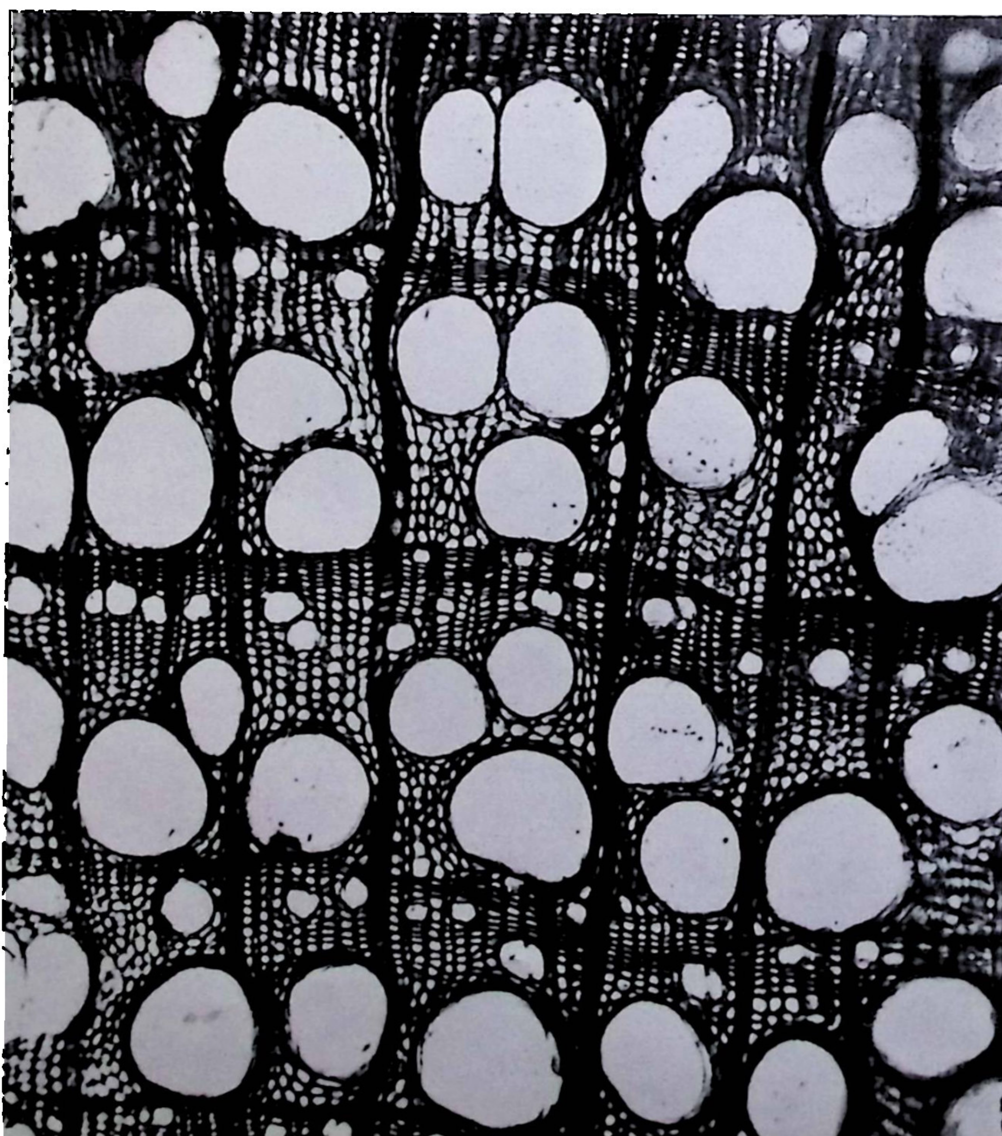




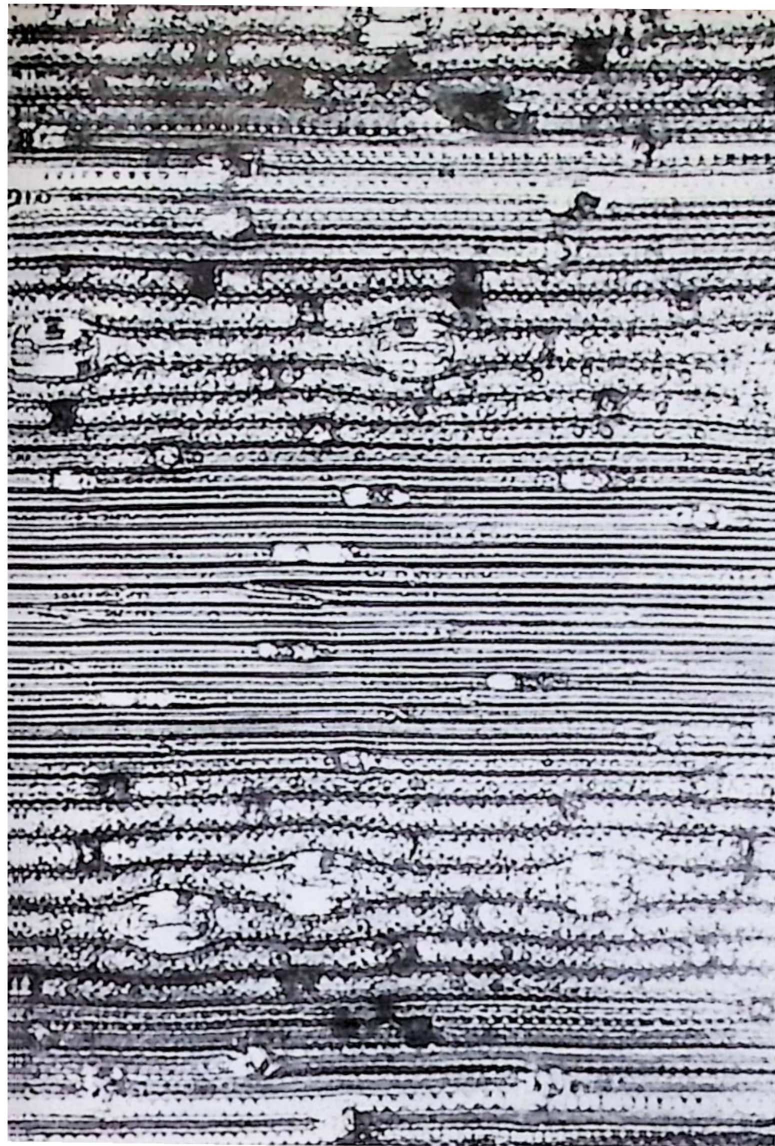
a

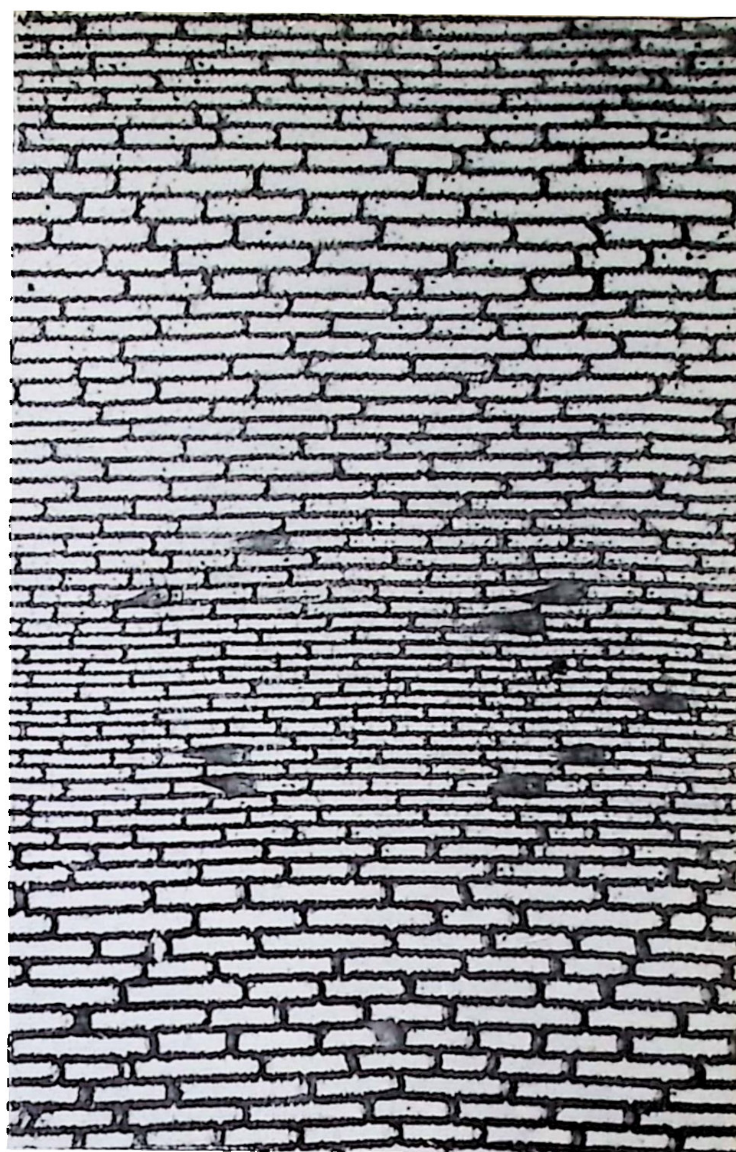
72. Egy nyitvatermő (jegenyefenyő, a) és egy zárvatermő (szelídgesztenye, b) fatestének keresztmetszete: a nyitvatermő fatestét kizárólag tracheidák alkotják, míg a zárvatermőében hatalmas, csőszerű tracheák kör alakú keresztmetszeteit is látjuk (Eredeti – *Stieber*)

b



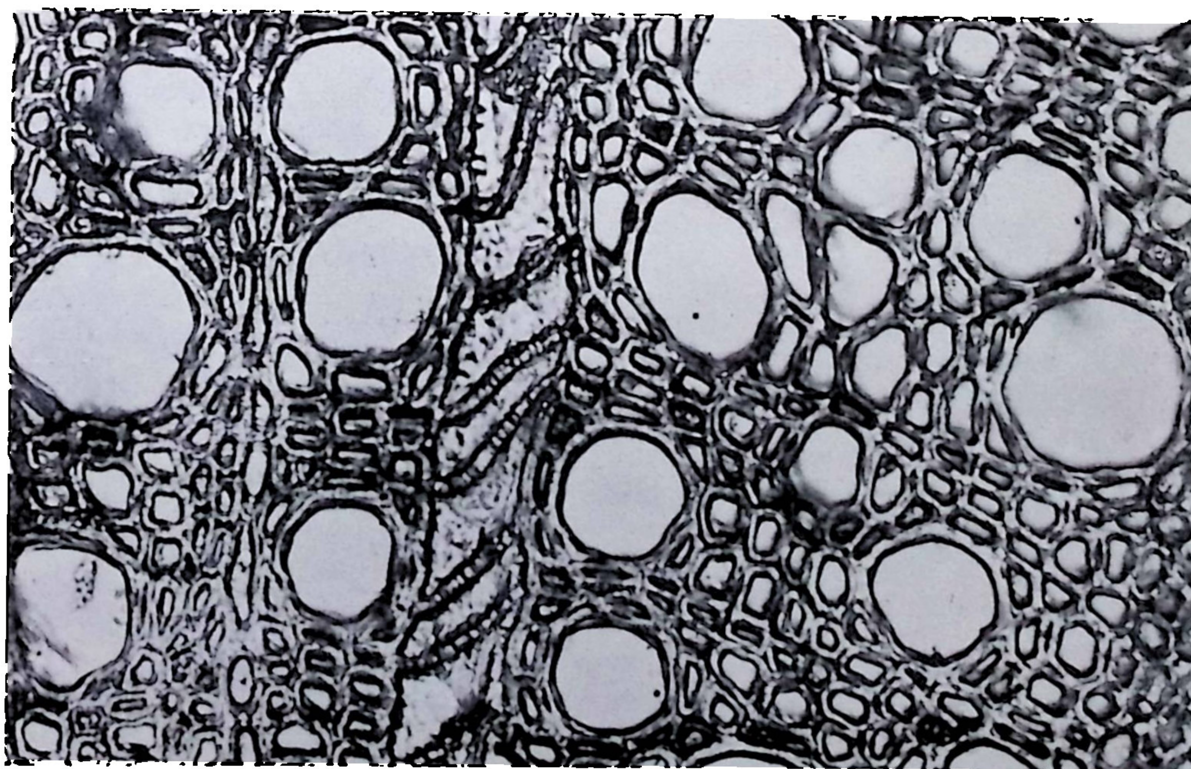
73. A csikófark (*Ephedra*) fatestének keresztmetszete, jól fejlett tracheákkal (a keresztmetszeten kör alakú, nagy pórusok vannak) (Eredeti – *Stieber*)





a b

74. Két csenkesz faj – *Festuca pratensis* (balról) és *F. sulcata* (jobbról) – epidermisze, azonos nagyításban (*Horánszky* A.)

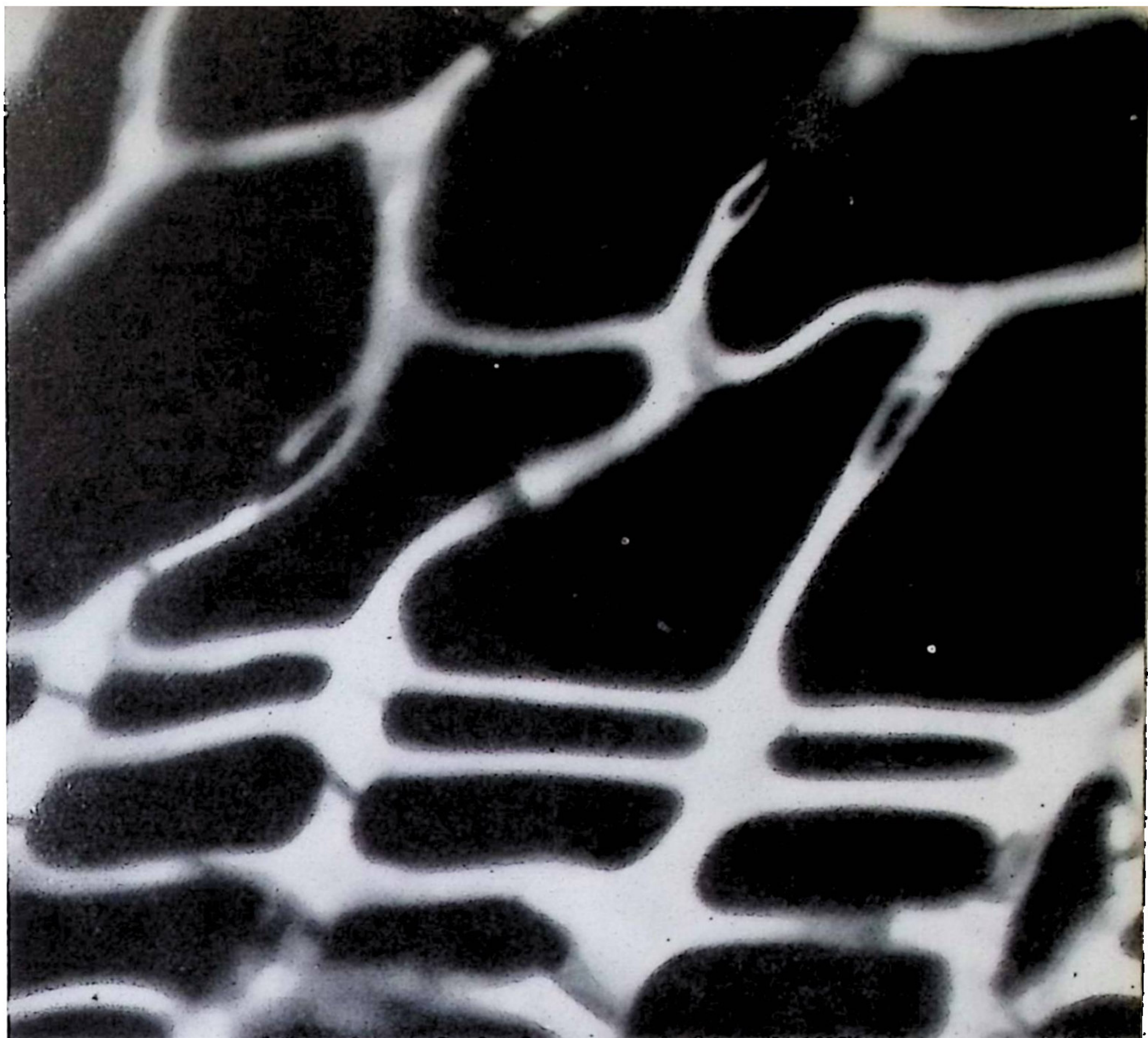


a

b

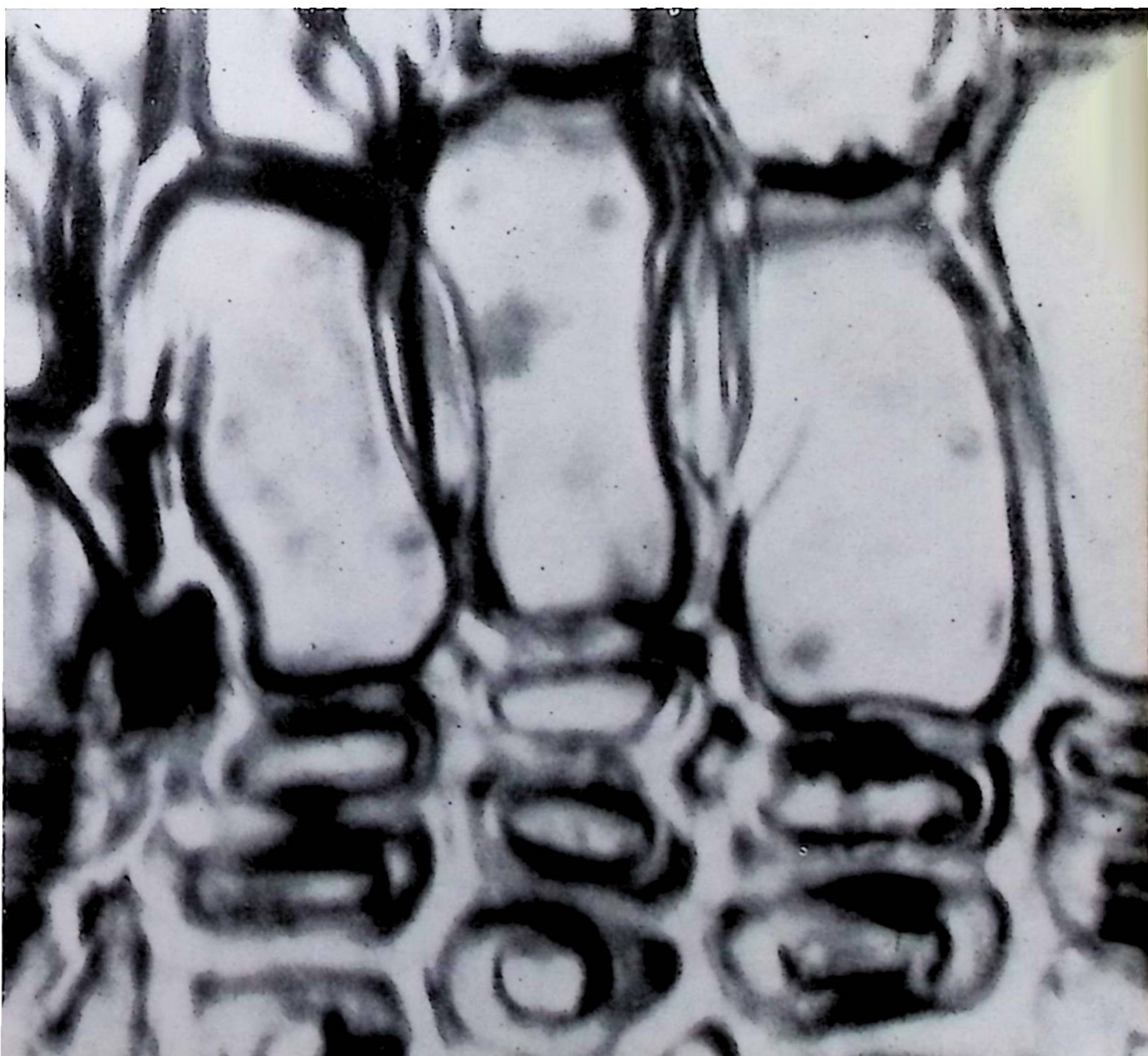
75. Az utolsó jégkor (Würm) elejéről – 120 000 évvel ezelőttről –, a varbói barlangból (Bükk hegység) származó juhar - faszéndarabka (a)

és egy mai juharfa (b) fatestének keresztmetszete, azonos nagyításban (Eredeti – *Stieber*)



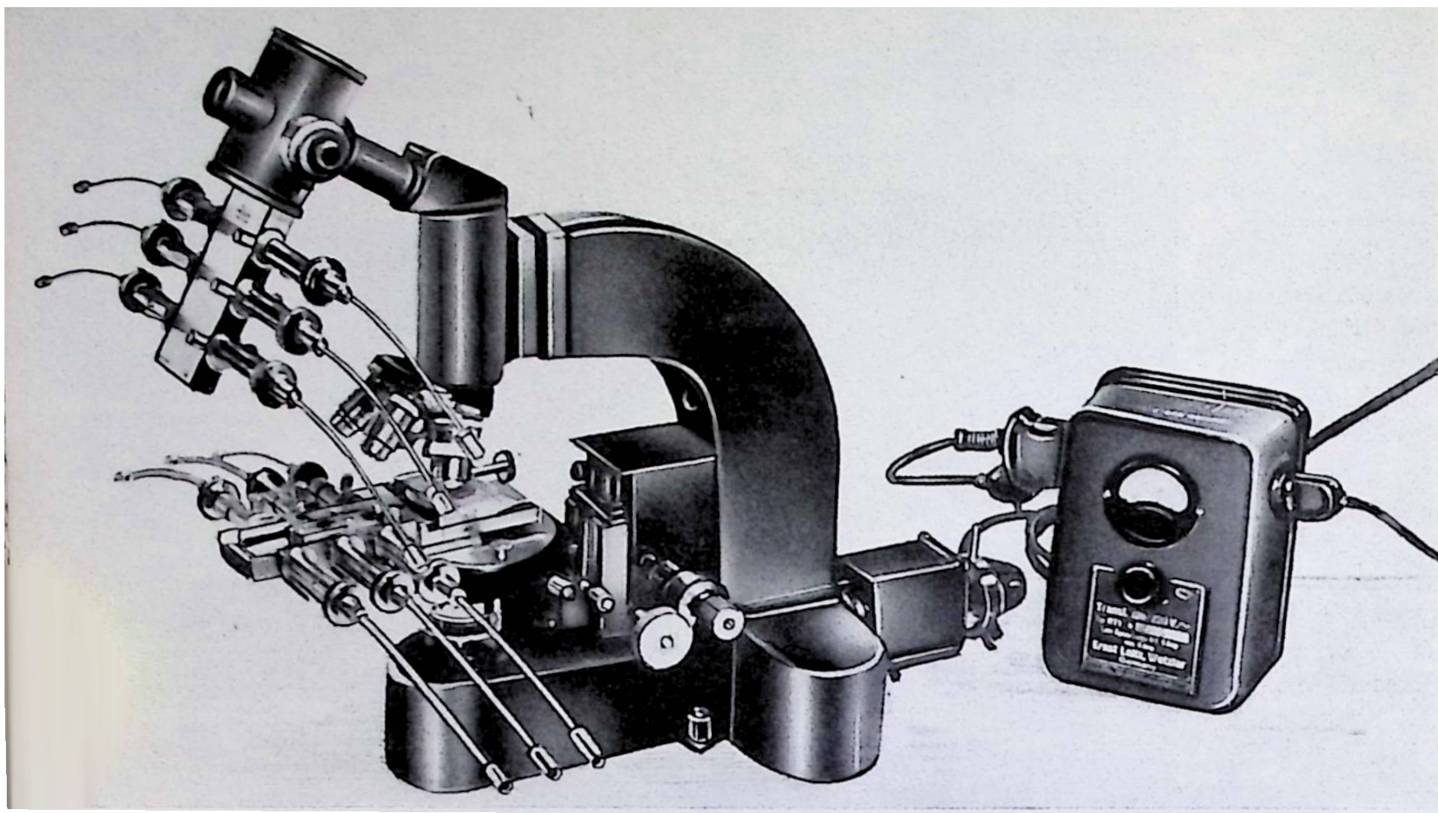
a

b



76. Haránt irányú törésfelület mikroszkópi képe az utolsó (Würm) jégkorból származó (kb. 80 000 éves) erdei fenyőfaszéndarabkából (a; solymári lösz),

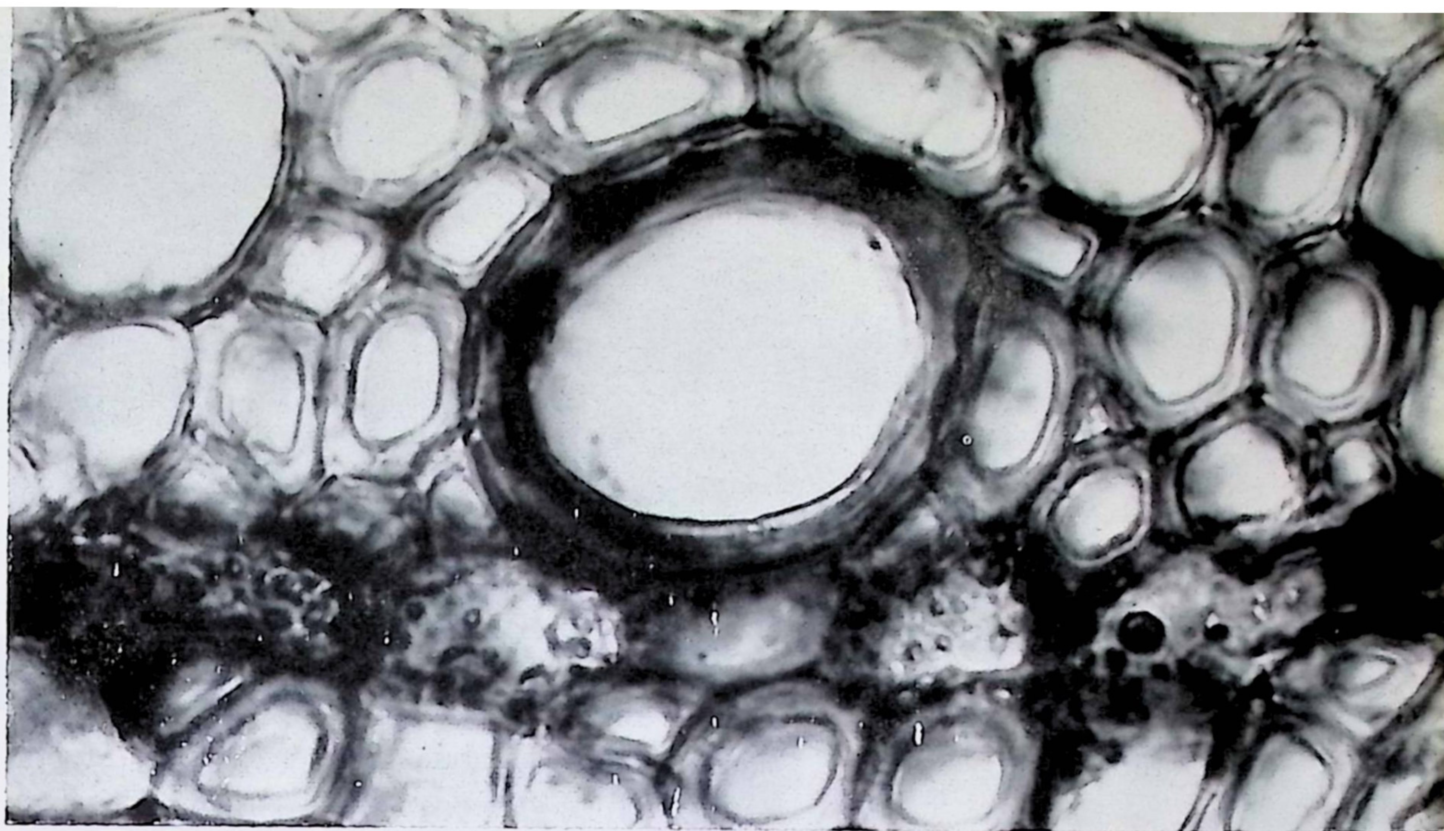
(b) alatta egy mai fenyő fatestének mikroszkópos keresztmetszetrészlete (Eredeti – *Stieber*)



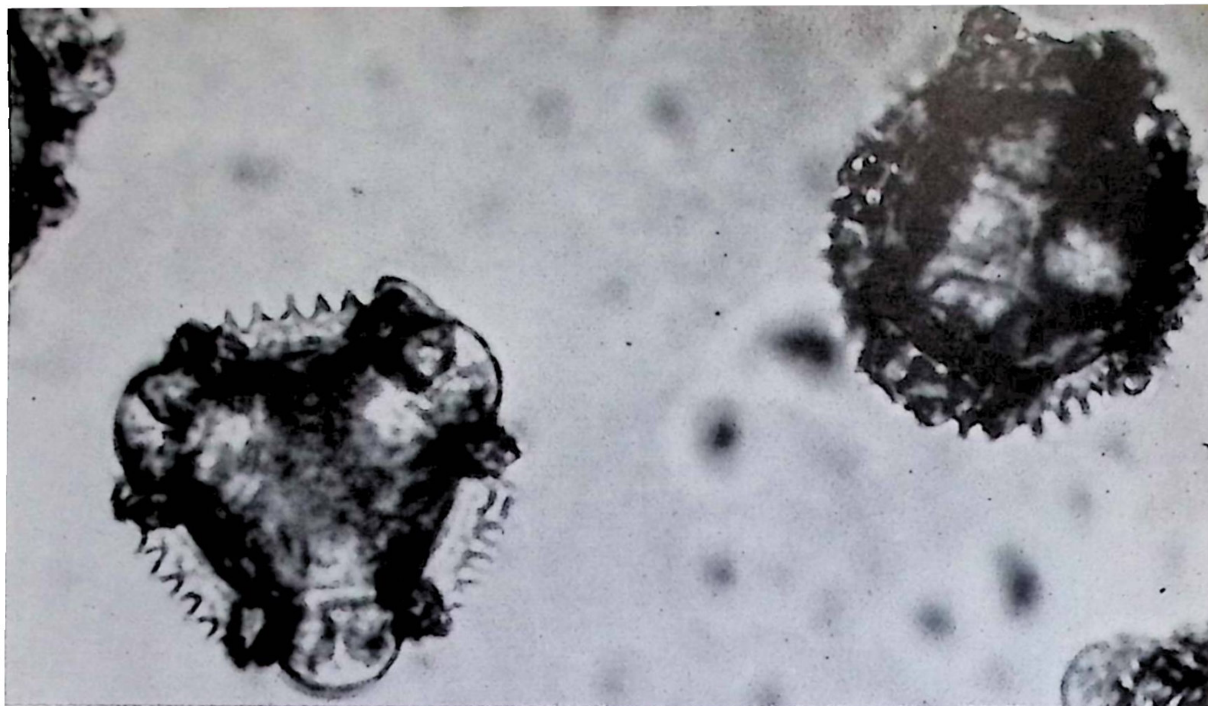


77. Mikroszkópi szövettérfogat-elemző műszerek: integrálóasztal és integrálóokulár (foto: *Stieber*)

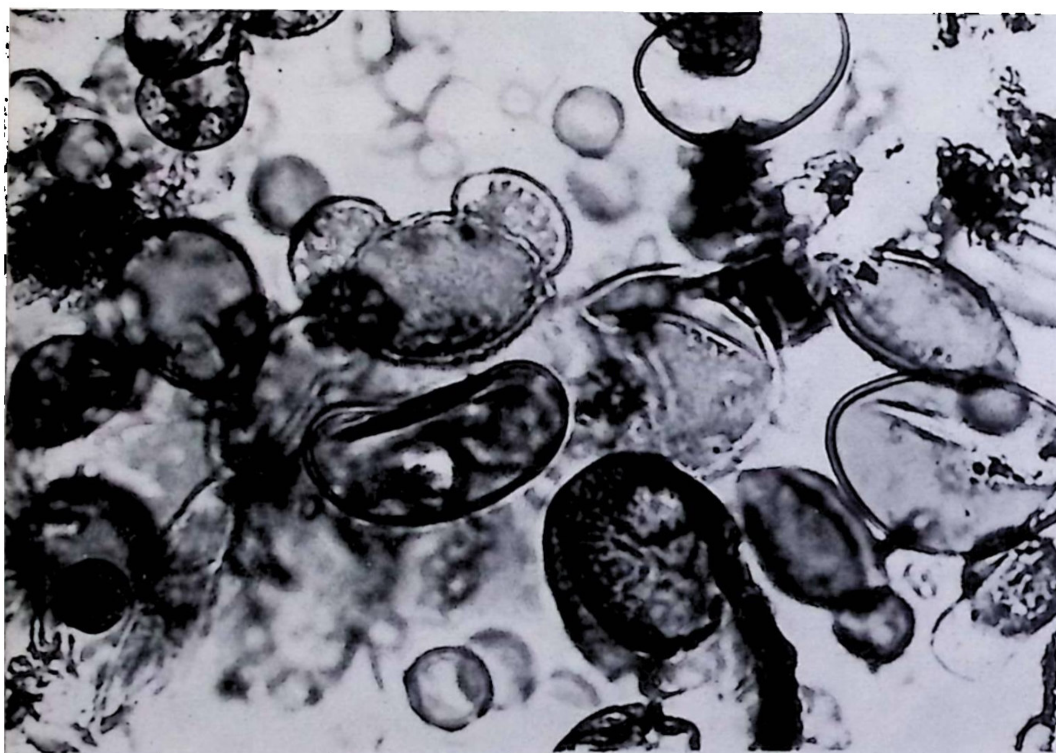
79. Mikrofibrillumok és fibrillum-kötegek egy fenyő tracheida-sejtjének falában (*Jane*, 1956)



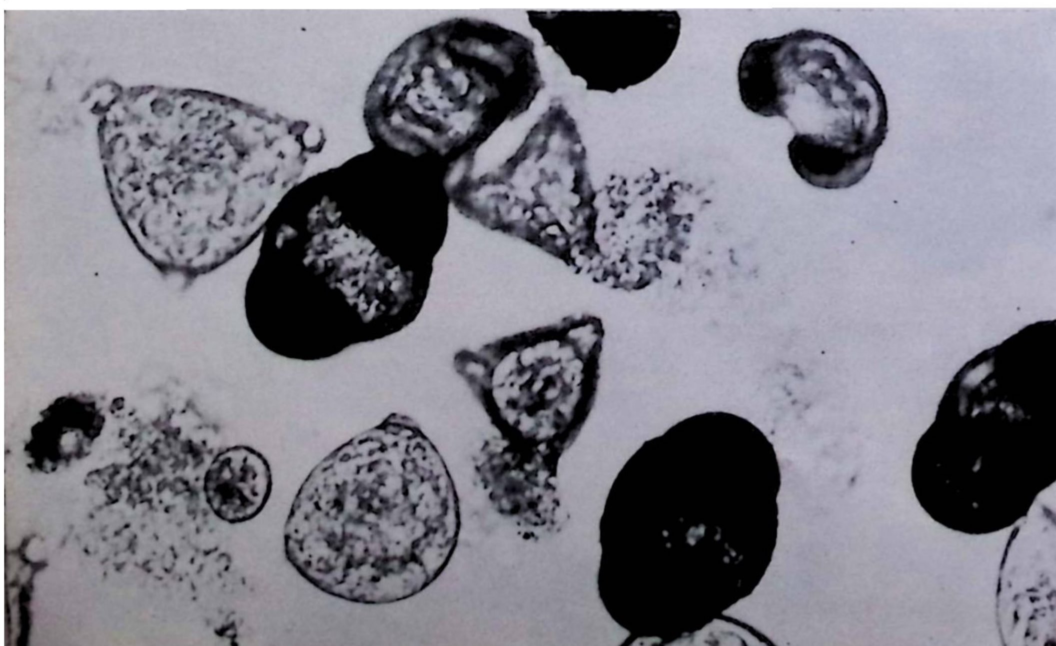
78. Cser (fent) és tölgy (lent) fájának mikroszkópi keresztmetszete: a cser edényei kör alakúak, vastag falúak, míg a tölgyéi szögletesek és vékony falúak (Eredeti – *Stieber*)



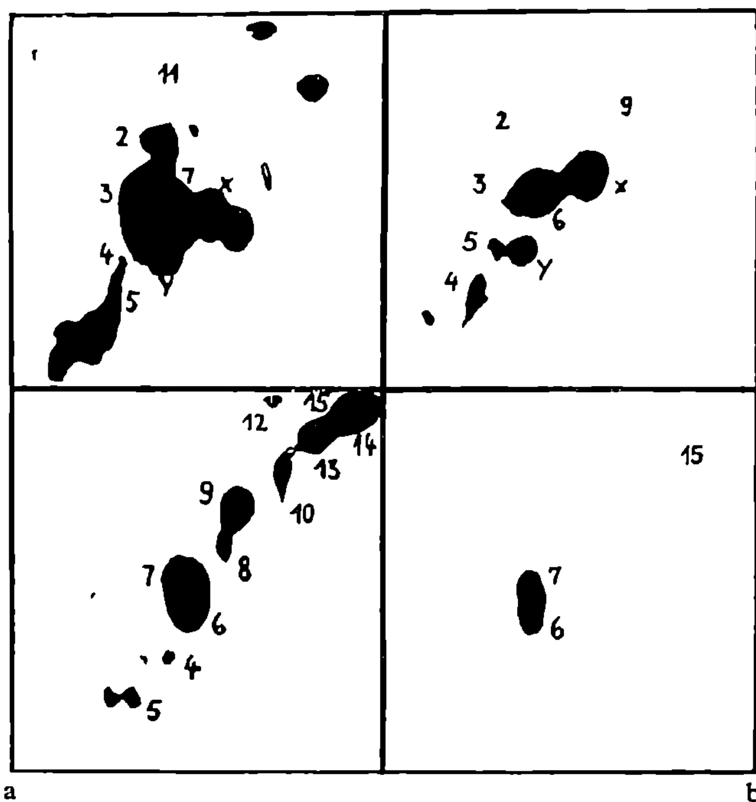
80. A katáng pollenszemének mikroszkópi képe
(Eredeti – *Stieber*)

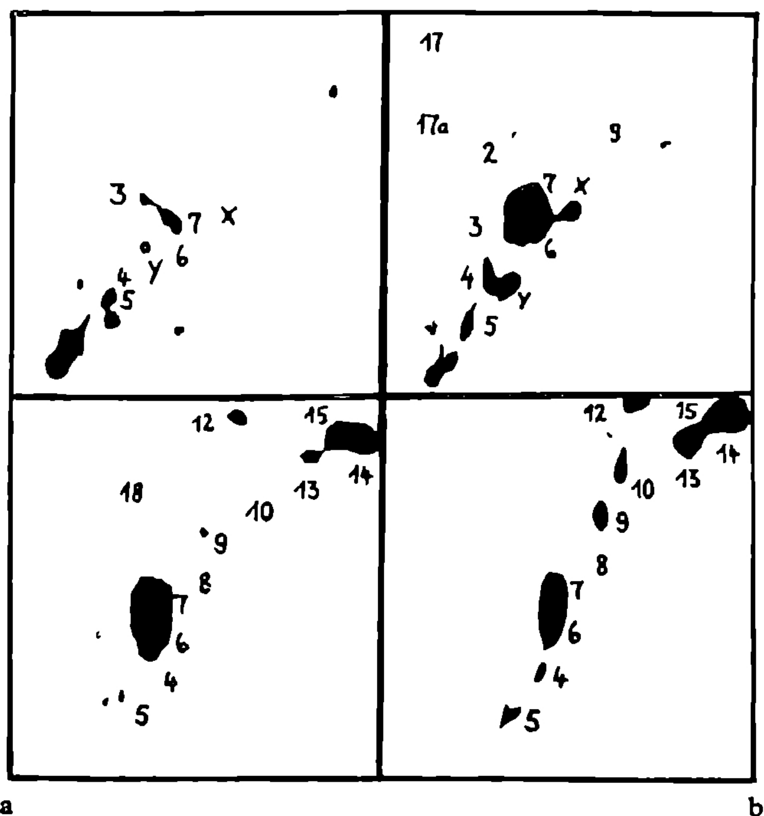


81. Jégkori rétegekből kipreparált pollenszemek,



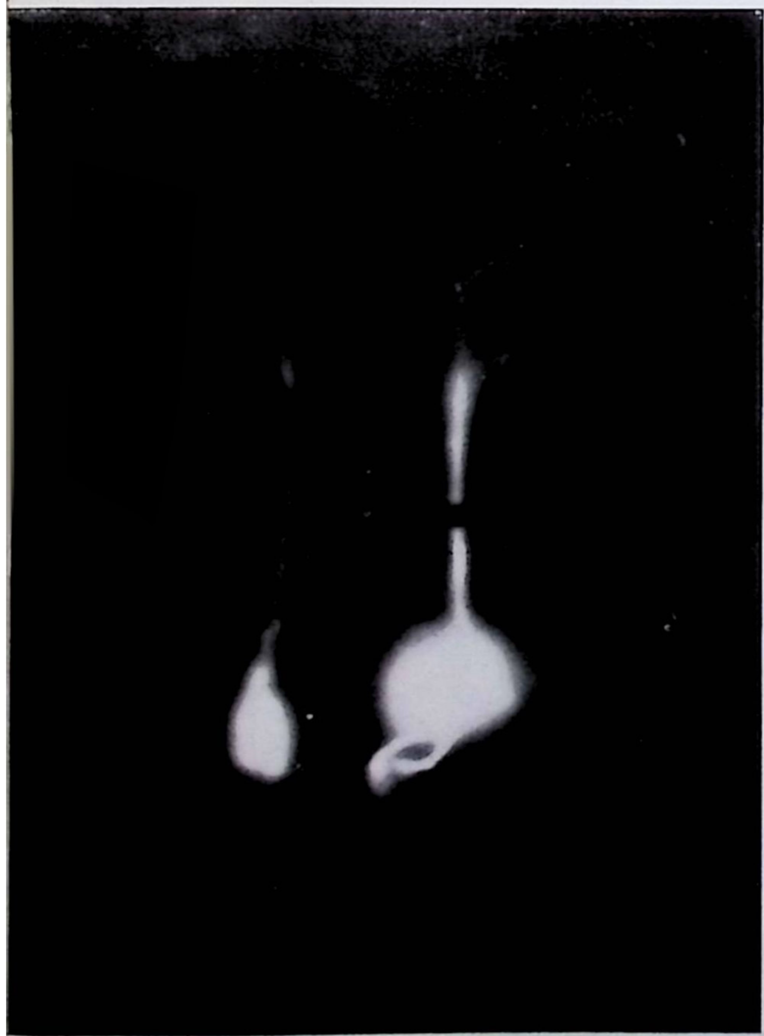
és ma élő növények pollenszemecskéi
(Eredeti – *Stieber*)



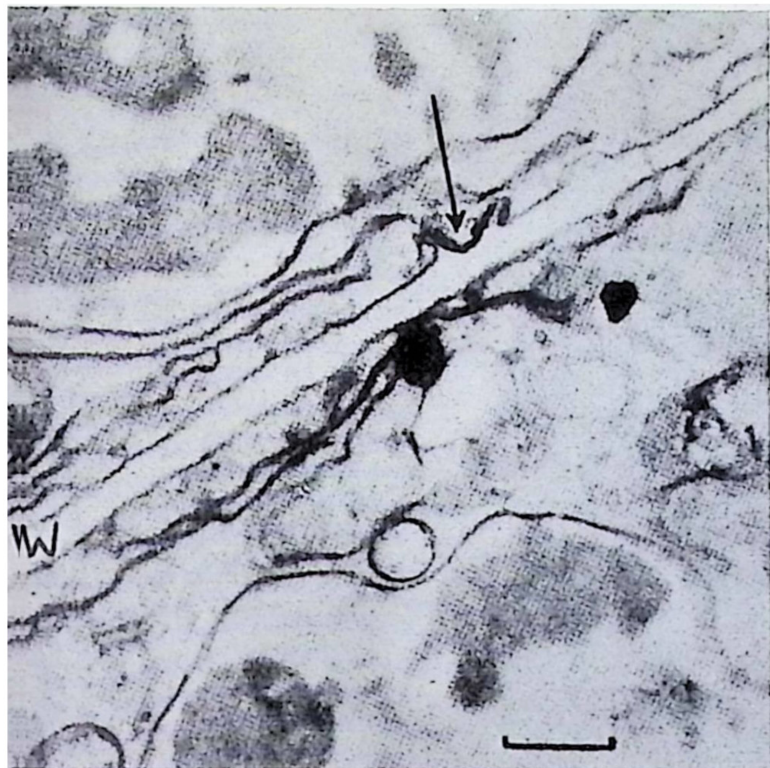


82. A radioaktív szén megoszlása C^{14}-glicinnel táplált *Colutea arborescens* (dudafürt) termésekben. Felső képek: autoradiogramok szabad aminosavakról készült kromatogramokról (a – termés; b – mag); alsó képek: autoradiogramok a fehérjéket felépítő aminosavak kromatogramjairól (a – termés; b – mag); 2. glutamin; 3. aszparagin; 4. glutaminsav; 5. aszparaginsav; 6. szerin; 7. glicin; 8. treonin; 10. tirozin; 11. aminovajsav; 12. prolin; 13. valin; leucin; 15. fenilalanin; 16. arginin; 17. kanavanin; x – cukor; y – cukor



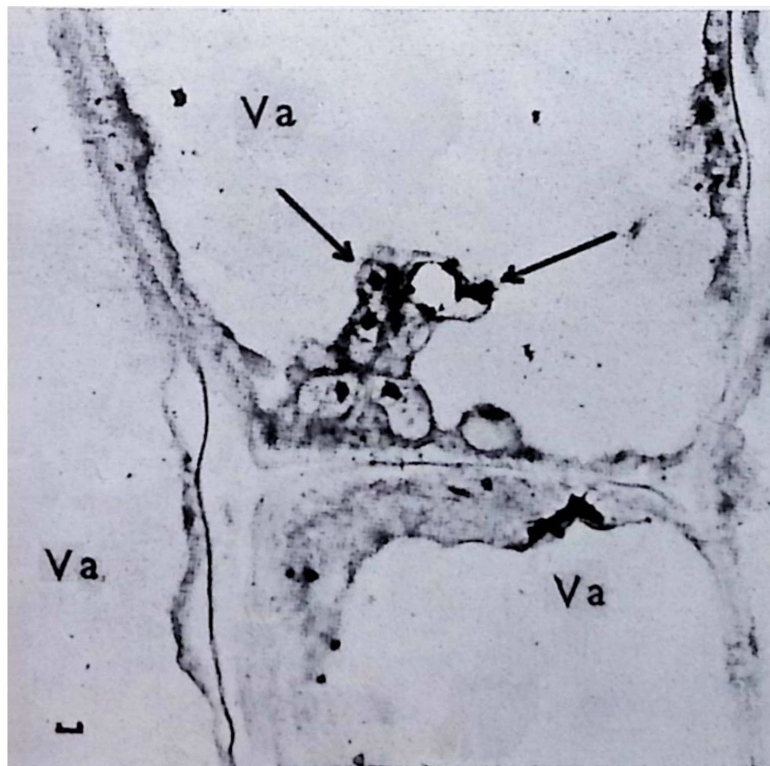


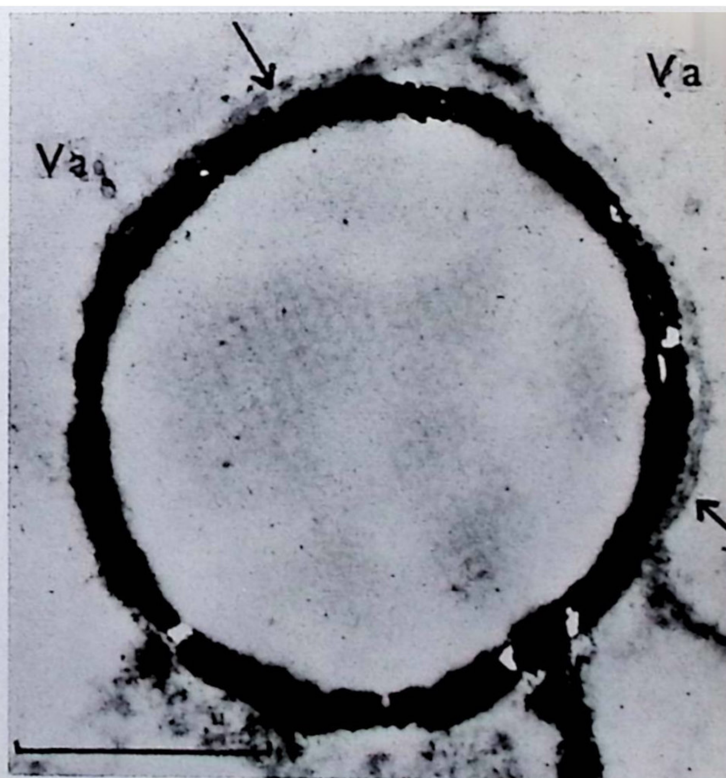

83. $2-C^{14}$-triptofán beépülése a kis télizöld *(Vinca minor)* növénybe: autoradiogram 24 óra (balra fent) és 3 nap múlva (jobbra fent); ill. 6 nap (balra lent) és 10 nap múlva (jobbra lent); a radioaktivitás helyei a fehér foltok (Eredeti – *Verzárné Petri G.*)





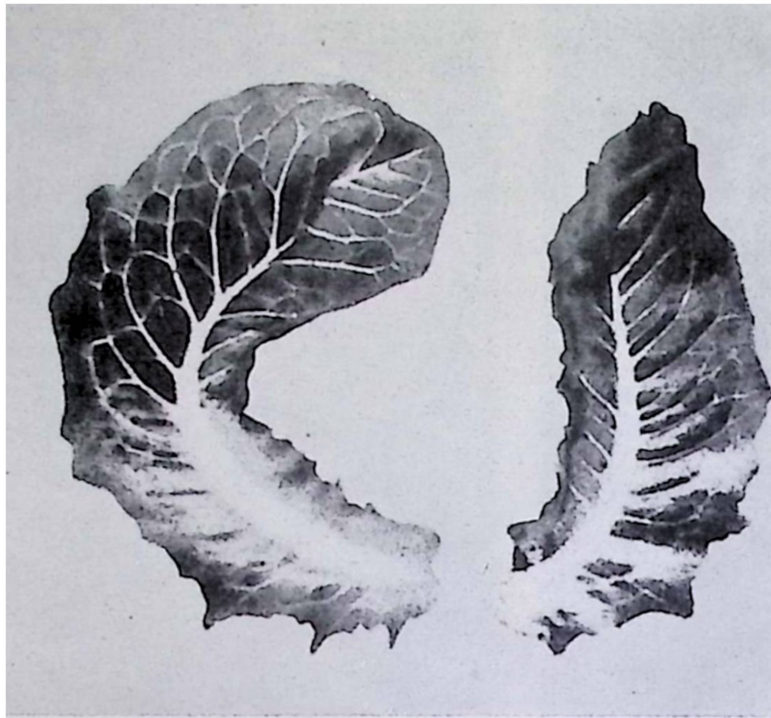
84. A kéregolaj kiválásának fokozatai fiatal *Valeriana*-gyökerek megnyúlási zónájában: a nyilak az elektrokondenz váladékra mutatnak; va – vakuólum (Elektronmikroszkópos felvételek *Sárkány* és munkatársai munkájából; a jelzett mérték 1 μ)





85. A kaliptraolaj kiválásának fázisai embrionális *Valeriana* gyökércsúcsában: a nyíllal jelzett rész a kiválás helye; a jelzett mérték 1 μ (Elektronmikroszkópos felvételek *Sárkány* és munkatársai munkájából)

a

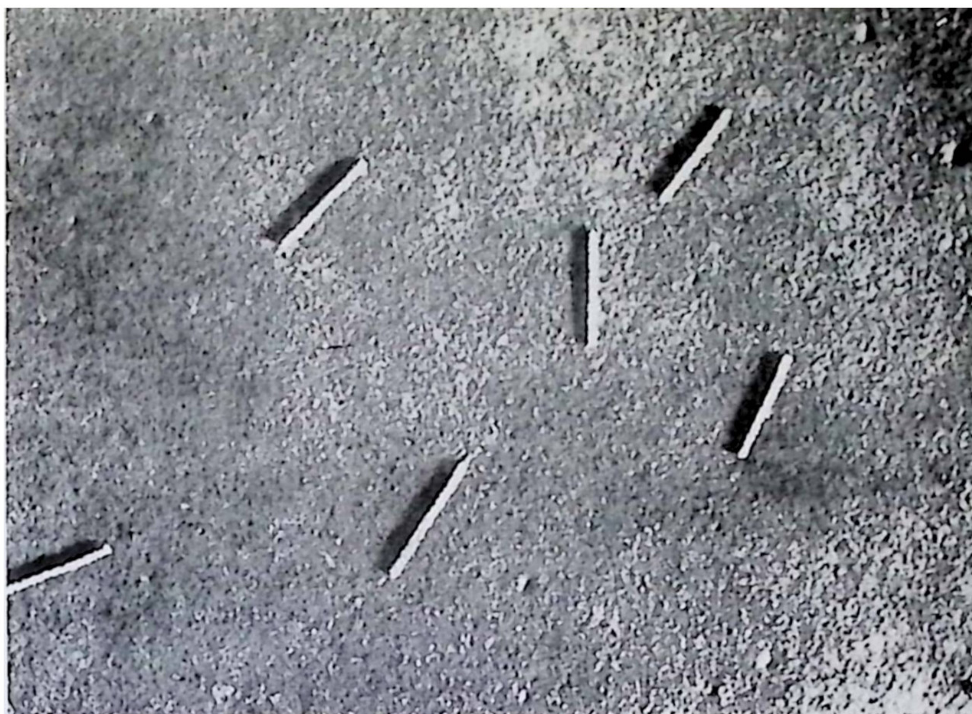


86. Vírusbetegség és tannin- (csersav) hatás: a – *Lactuca sativa* (fejes saláta) levele *Lycopersicum*- (paradicsom-) vírussal való fertőzés után;

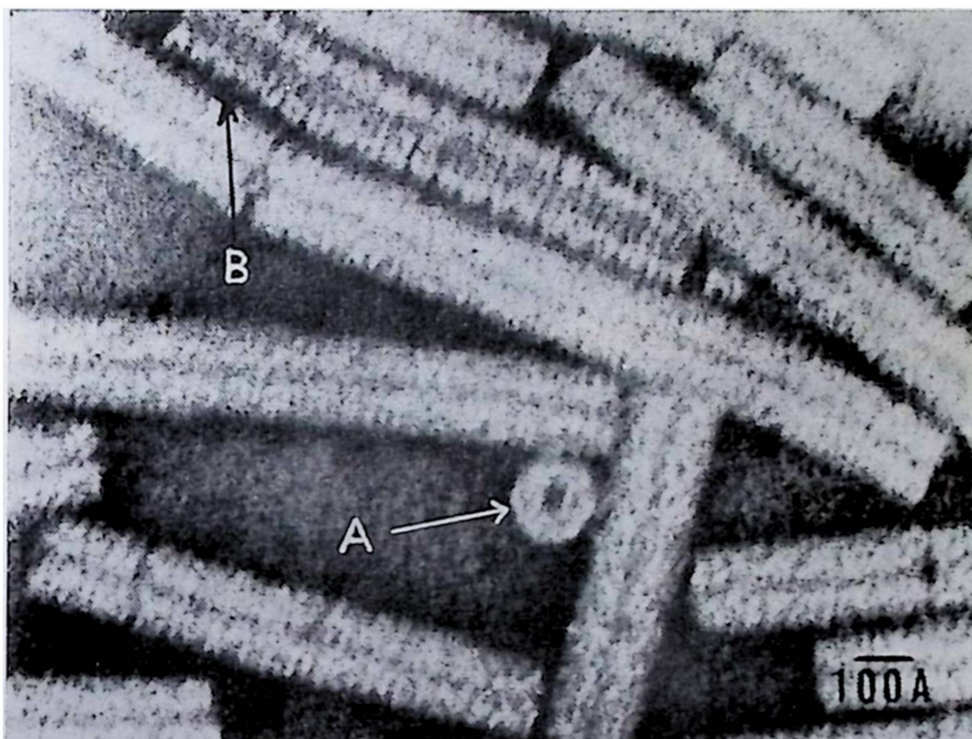
b



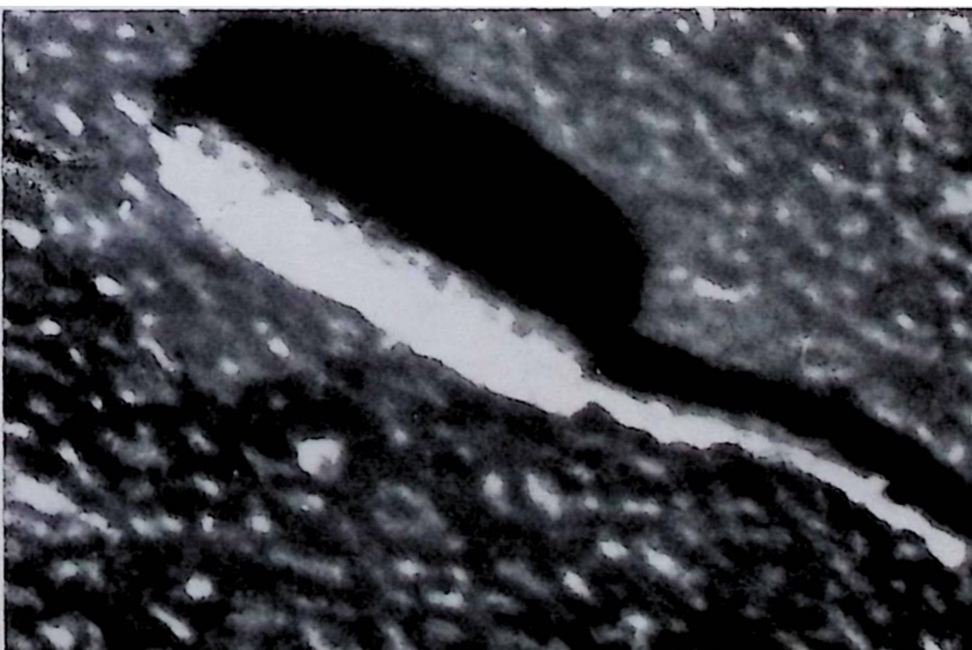
b – *Brassica pikenensis* levele tannin-injekció után (*Paech* nyomán)



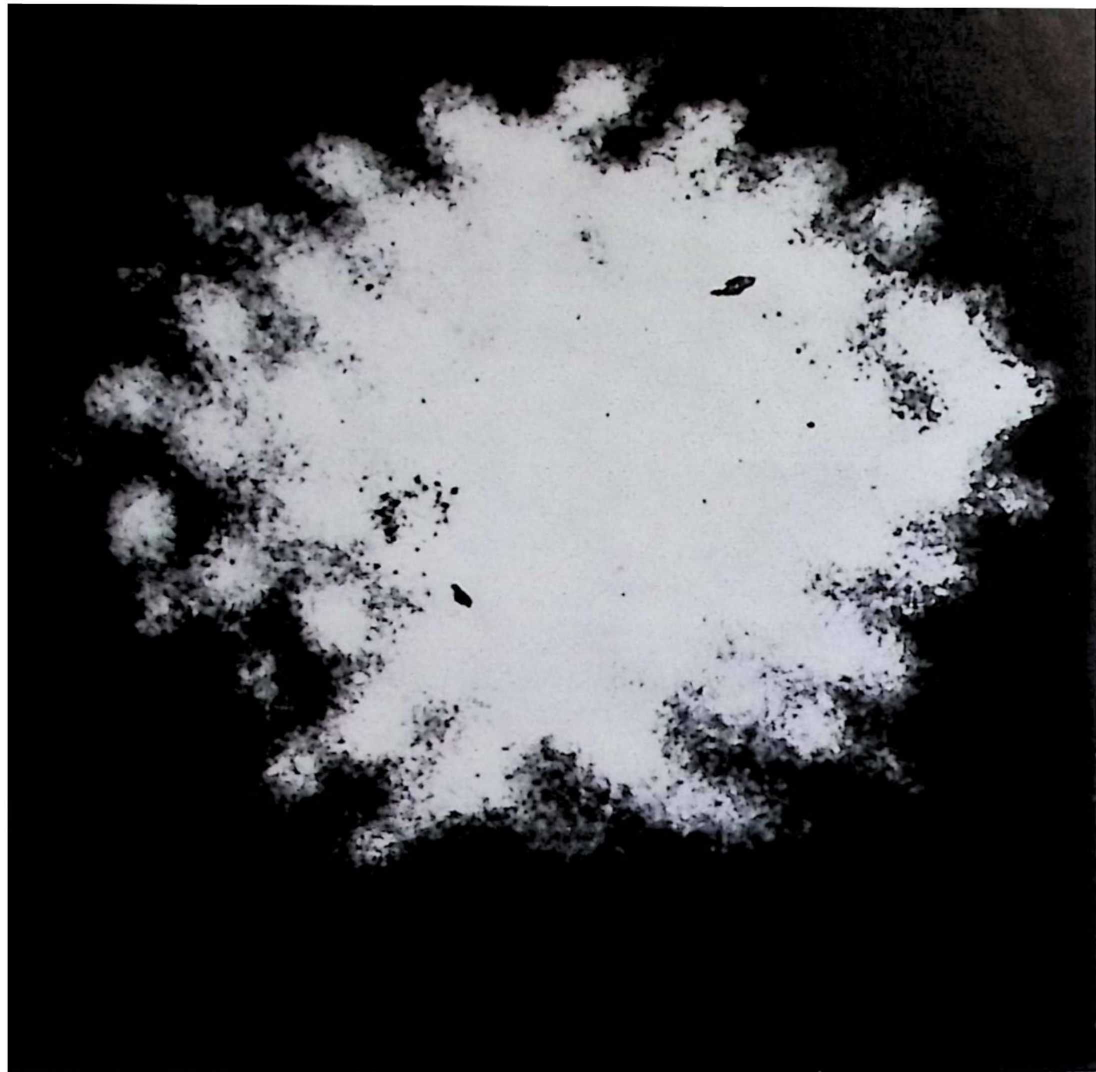
87. A dohány mozaik-vírusának elektronmik-roszkópos képe, 78 000-szeres nagyításban (R. C. *Williams* felvétele nyomán)



88. A dohány mozaik-vírusának elektronmik-roszkópos képe, 680 000-szeres nagyításban: A – a fragmentum alapi része; B – a normális szerkezetű makromolekula (H. S. *Slayter* felvétele nyomán)

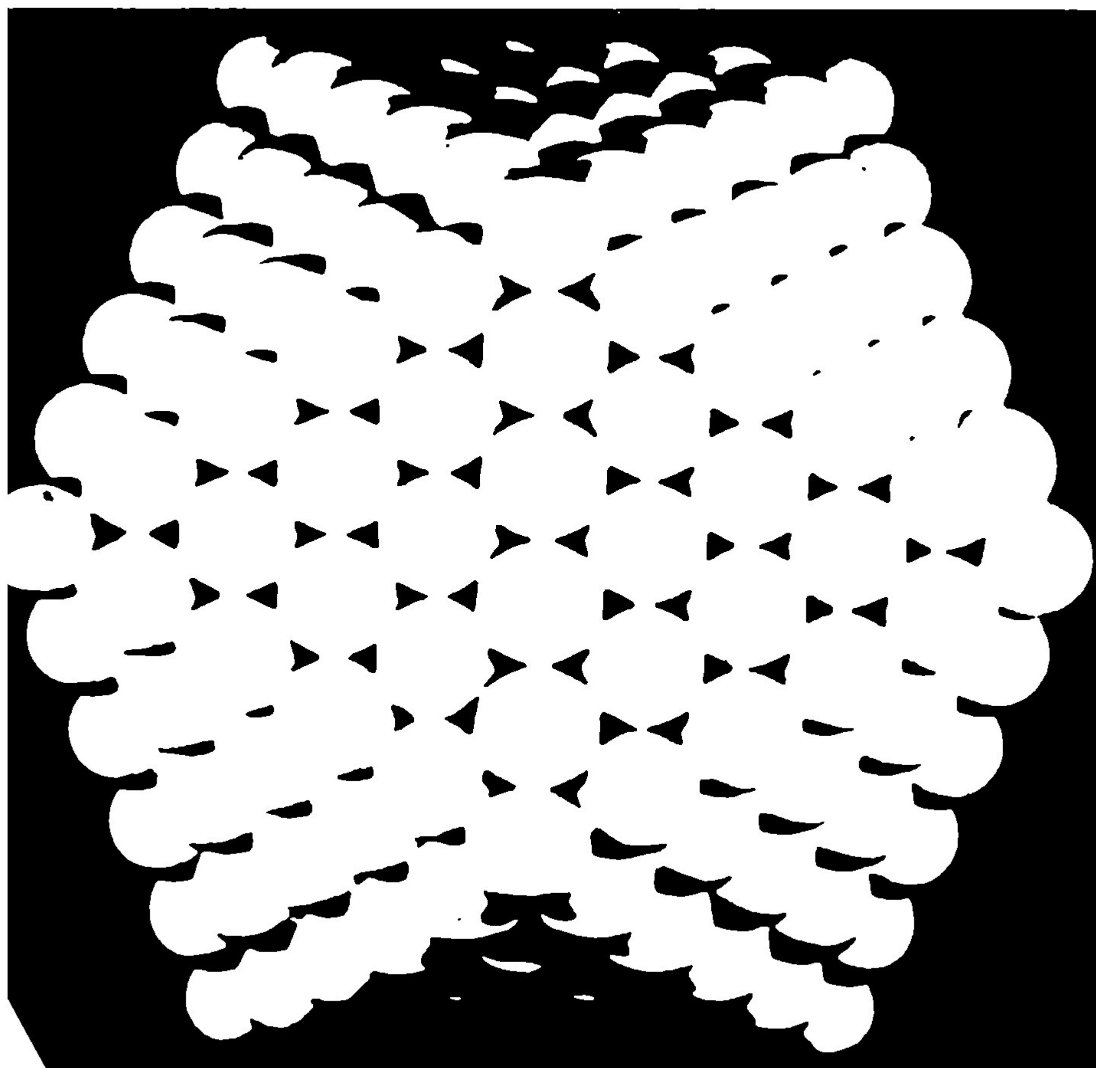


89. Fehérjebontó enzimekkel részlegesen lebontott dohány mozaikvírus makromolekula, 370 000-szeres nagyításban, a visszamaradt központi elhelyezkedésű ribonukleinsav-komponenssel (F. L. *Horsfall* felvétele szerint)



a

b



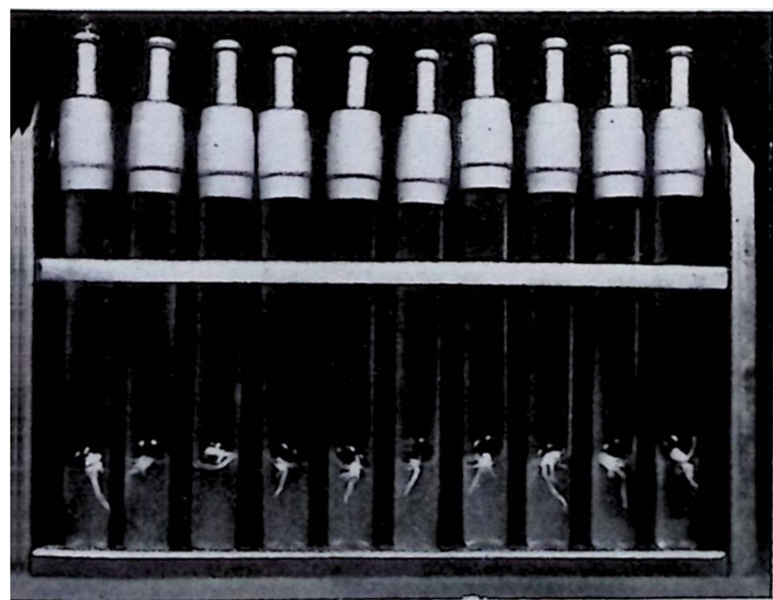
90. a – az adenovírus elektronmikroszkópos képe, egymilliószoros nagyításban; b – az adenovírus 20 felszínű ikoszihedron-modellje, 252 gömbből szerkesztve (R. W. *Horne* felvételei nyomán)



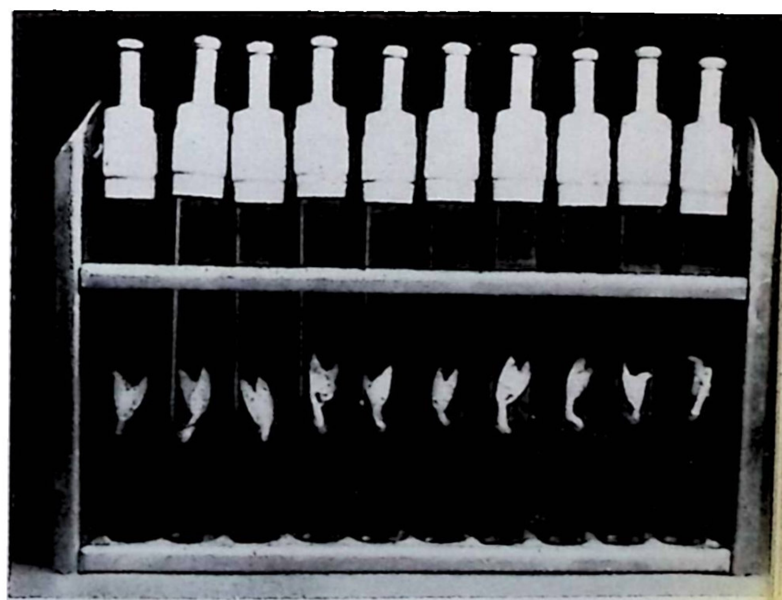
91. Növényi explantátum izolálása oltószekrényben (91–97: eredeti – *Maróti*)



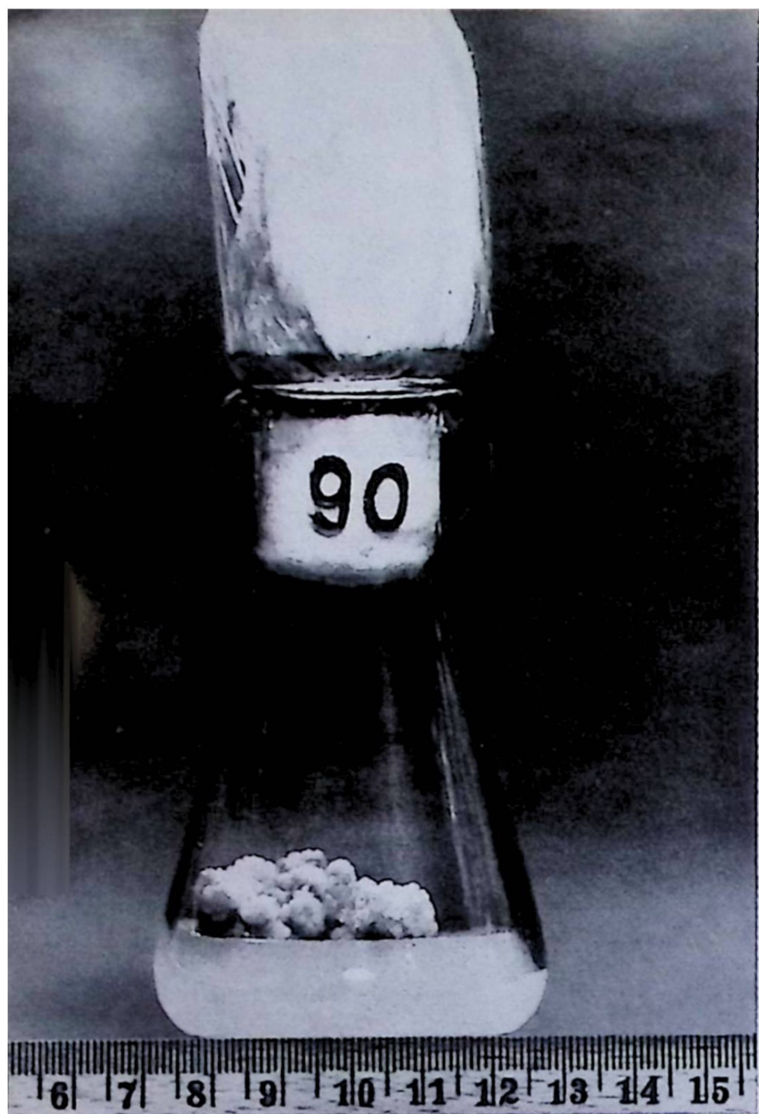
92. Intakt növény- (*Dioscorea* – ún. édesburgonya) tenyésztés folyékony, steril tápközegben



93. Gyökérkultúrák (*Phaseolus* – veteménybab) szilárd tápközegen



94. Hajtáskultúrák (*Phaseolus* – veteménybab) szilárd tápközegen



96. Szár-kallusz – szövettenyészet
(*Nicotiana* – dohány)

95. Gyökér-kallusz – szövettenyészet
(*Daucus* – sárgarépa)





98. Kallusz-szövettenyészetből (*Brassica* – kalarábé)
regenerálódó hajtás



97. Izolált kultúrák tárolása termosztátban

TAPASZTALATOK GYŰJTÉSE

KÍSÉRLET ÉS ÉSZLELET

A statisztikai módszer használhatóságát illetően általában közömbös, hogy a modell alkalmazásánál mesterségesen kezelt és változtatott körülmények hatását (kísérlet) vagy természetes állapotban lejátszódó eseményeket (észlelet) vizsgálunk. R. A. *Fisher* kompromisszumot alkalmazott e két szélsőség között a „kísérletek tervezése" elméletének megteremtésével. Ezért a kísérletek tervezésén és analízisén a tervszerű megfigyelés metodológiáját is kell érteni. Az eljárás tipikus lépései mindkét esetben ugyanazok:

1. alapsokaság definiálása, probléma felvetése;
2. mintavétel módjának, ill. a kísérleti elrendezéseknek a megtervezése;
3. adatok megszerzése, kísérlet végrehajtása, adatfelvétel;
4. adatok feldolgozása és az eredmények interpretálása.

TAPASZTALATI ADATOK GYŰJTÉSÉNEK MÓDJAI

A *történelmi módszer* a múlt eseményeit tanulmányozván jut analizálható adatokhoz (irodalom, leíró statisztikák és más emlékek).

A *reprezentatív megfigyelés („survey-method")* lényege a rendkívül nagyszámú eset vizsgálata (nagy minták esete). Ez a közgazdászok legfontosabb adatszerzési módja. Szélső esete ennek a népszámlálás *teljes körű megfigyelése.* Ide tartoznak egészségügyi adatok (járványok), valamint mező- és erdőgazdasági, továbbá állattenyésztési adatok felvétele is. A vizsgált alapsokaság mindig pontosan és egyértelműen definiálandó. A mintavétel módjának kiválasztása után az adatokat feljegyzésekből, bevallásokból, körkérdésekre adott válaszokból stb. merítjük.

Az *egyetlen, sajátos, szokatlan eset vizsgálata (case-method)* valamennyi különleges eset törvényszerű szerkezetét és hasonló esetek összefüggését adja (oknyomozó kísérleti módszer). Az általánosítás itt az intenzív megismerés következménye. Orvostudományban, közgazdaságtanban, archeológiában stb. szokták – szükségből – alkalmazni. Jellemzi az igen intenzív vizsgálat egy vagy csak egynéhány eseten (ritka lelet). Itt az általánosító következtetéssel igen óvatosan kell bánni.

A *kísérleti elrendezés* statisztikai módszere (kis minták esete) kompromisszum az előző két módszer között. Szántóföldi kísérletezésben úgyszólván egyeduralkodó eljárás. Eleve kijelöli a vizsgálandó tartományt, és azon belül a legfontosabbnak látszó tényezőkre korlátozza a kérdésfeltevést *(controlled experiment).* A tényezőket mesterségesen irányítja (kezelés). Kevés, lehetőleg jellemző, jól reprezentáló adatból álló minta alapján igyekszik — megfelelő óvatossággal — minél több információt nyújtani.

Schmetterer (1961) szerint a leíró statisztika problémái: hogyan lehet számszerű adatok egy vagy csak kevés mérőszámmal (átlag, standard eltérés) pregnánsan jellemezni; hogyan lehet egy tapasztalati elosztást egyszerű matematikai törvénnyel leírni; és a korrelációszámítás. A leíró statisztika is a valószínűségszámítás eredményein épül fel. A mintavételi problémák a leíró statisztika körébe tartoznak, és jellemző rájuk, hogy a vizsgálandó konkrét alapsokaságot (populáció, univerzum) rendkívül jól kell megfogalmazni, hogy a kérdés egyértelműen megválaszolható legyen. Nem mindig gazdaságos és sokszor technikailag megoldhatatlan az alapsokaság valamennyi elemét a kérdéses szempontból megvizsgálni *(teljes körű megfigyelés)*. Az összes elemből néhányat ki kell választani, azaz mintát kell venni *(reprezentatív megfigyelés)*, és a minta alapján kapott képről következtetni a valóságos alapsokaságra. Minél nagyobb részét teszi ki a minta-sokaság az alapsokaságnak, annál nagyobb biztonsággal következtethetünk. A kiválasztásnak három fontos esete van:

1. Hogy a minta az alapsokaság torzítatlan képét mutassa, a mintát *sorsolás*sal (véletlen kiválasztással) kell venni *(random sampling)*: mindegyik elemnek egyenlő esélyt kell adni, hogy a mintába kerüljön.

2. A *rétegezett kiválasztás*nál (*stratified sampling*) az alapsokaság inhomogenitásának ismeretében (tehát nem véletlenszerűen!) úgy hozunk létre csoportokat, hogy a csoportokon belül kisebb legyen a változékonyság, mint a csoportok között. A csoportokon belül a kiválasztandó elemeket ki kell sorsolni. A rétegezett kiválasztással a teljesen sorsolt kiválasztáshoz képest csökkenthetjük a standard hibát (szórást).

3. *Lépcsőzetes kiválasztásnál* (*multi stage sampling, cluster sampling*) szintén csoportokat alkotunk, de itt mind a csoportokat, mind azokon belül az elemeket sorsoljuk. Ezzel a módszerrel a csoportosítás nélküli, teljesen sorsolt kiválasztáshoz képest a standard hibát növeljük. További alcsoportok (lépcsők) révén azonban csökkenthetjük a standard hibát (hierarchikus osztályozás).

A sorsolt kiválasztás ellentéte a *szisztematikus mintavétel.* Néhány sajátos („véletlen" sorrendű, lineáris trenddel bíró, periodikus stb. alapsokaságok) esetére kidolgoztak ugyan matematikai eljárásokat az alapsokaság jellemzőinek torzításmentes becslésére. Az eljárás sikere attól függ, hogy a konkrét sokaság mennyiben felel meg az előírt feltételeknek. Ezért általában lehetőleg ragaszkodni kell a sorsoláshoz. *Arányos és regressziós becslést* végezhetünk (*ratio and regression methods*), ha minden kiválasztott elemen a vizsgálandó tulajdonság (y) mellett egy másik tulajdonságot (x) is feltételezünk, és az x, y értékpárok alapján megbecsüljük az alapsokaság egy y/x arányát, vagy meghatározzuk y-nak x-re vonatkoztatott lineáris regresszió koefficiensét.

A KÍSÉRLETEZÉS ALAPJAI

A kísérleti elrendezések a szántóföldi kísérletezésből fejlődtek ki. A régi, szisztematikus szabadföldi elrendezéstípusok célja az volt, hogy segítségükkel egyáltalában „tudományosan megalapozott" eredményekre jussanak. A kísérletek sokszor helyi összehasonlításokra (blokkolás) is alkalmas ismétlésekkel voltak beállítva. Fő problémájuk a kezelések páros összehasonlítása volt, ezért kezdték a XIX. század végén a valószínűségszámítás (hibaszámítás) módszereit alkalmazni. A tapasztalati adatokat bizonyos kiegyenlítő eljárásokkal (interpoláció, sikló átlagok stb.) szabadították meg a termőhely különbségeinek zavaró ha-

tásaitól. Nem igényeltek a kísérletezőtől absztraháló képességet, és sok helyen ma is igen elterjedtek. E kísérletek történelmi jelentőségét trágyázási és tartamkísérleteknél nem lehet lebecsülni.

A szisztematikus kísérleti formákon alapuló, de a mintavételi elvek kompromisszumát messzemenően figyelembe vevő, modern kísérleti elrendezések a szántóföldi kísérletezésen túlmenően rendkívül különböző problémák megoldására alkalmazhatók. Ezért a továbbiakban általánosabban: a parcella helyett „kísérleti egységet", a termőhely heterogenitása helyett „kísérleti körülmények heterogenitását" használjuk. A modern elrendezéseknek három alapelve van: *ismétlés, sorsolás és blokkolás.*

A biológiai anyag változékony, ennek mérésére a kísérleteket *ismétlés*sel kell beállítani, vagyis ugyanazt a vizsgálatot többször (esetleg több alanyon) kell elvégezni. Ismétlésre a kísérleti hiba megállapítása érdekében van szükség. Általában legyen az ismétlések száma minél nagyobb, de elegendő, ha a kísérleti hiba szabadságfoka 10 és 30 között van. Az ismétlések legyenek egymástól függetlenek.

R. A. *Fisher* statisztikai meggondolásokból vezette be a *sorsolás* (*randomizáció*, véletlen kiválasztás, véletlen elrendezés) elvét az elrendezésbe. Sorsolásra azért van szükség, mert a kísérletezés megkezdése előtt nincs vagy nem minden tekintetben van támpontunk a kísérleti körülmények számtalan tulajdonságainak homogenitásáról. Hogy minden elfogultságot (az akaratlant is) kiküszöböljünk, a különböző egységekhez a kezeléseket sorsolással rendeljük. Általános tanács: ha nem tudjuk, sorsoljunk-e vagy sem, akkor sorsoljunk. Ha azonban eleve van ismeretünk az inhomogenitásról, akkor blokkoljunk.

A sorsolás nem jelenti azt, hogy a blokkolást illetőleg ne legyenek bizonyos „korlátozások" előírhatók. *Blokk*okat a szóban forgó kísérleti tér homogenitására vonatkozó ismeretünk alapján hozhatunk létre. A kísérlet pontosságát nagymértékben növeli, ha a homogenitás blokkon belül nagyobb, mint a blokkok között.

Minden, amiről feltételezhető, hogy a kísérlet végrehajtása folyamán az eredményt rendszeresen (szisztematikusan) befolyásolja, blokkot alkothat, ha már a kísérlet megkezdése előtt osztályozható. A termőhely különböző részei, a különböző időpontok, napszakok, különböző almok (szaporulatok), kísérletet végző személyek, kísérleti állatok, páros szervek (pl. szem), ikrek stb. alkothatnak blokkokat. Az egyes kezelések (pl. vegyszeradagok) ezeken a blokkokon belül sorsoltatnak ki, a rétegezett kiválasztás analógiájára.

A blokkolandó szisztematikus hatásokat nemcsak egy irányban (sorsolt blokk), hanem két (latin négyzet, rácsnégyzet, *Youden*-négyzet stb.) vagy több irányban (görög–latin négyzet, köbös rács stb.) is kiküszöbölhetjük, amennyiben már a kísérlet tervezésekor a körülmények több tulajdonság szerint blokkolhatók.

*Teljes blokk*ról van szó, ha a blokk a kezelések teljes sorozatát tartalmazza. A *nem teljes blokk* vagy *inkomplett blokk* a kezeléseknek csak bizonyos hányadát tartalmazza – valamilyen rendszer szerint. A nem teljes blokkok közötti különbségeket éppen úgy ki lehet küszöbölni, mint ahogy a sorozatok (teljes blokkok) közötti különbségek kiküszöbölhetők sorsolt blokk-elrendezés esetén. Ha az egyes inkomplett blokkokba a faktoriális kezeléskombinációkat teljesen a véletlen szerint sorsolnánk, megnövelnénk a kísérleti hibát, amint ez a lépcsőzetes kiválasztásnál is várható. A külső zavaró körülmények miatt ugyanis olyan különbségek lesznek az inkomplett blokkok között, amelyek még növelnék az amúgy is változékony biológiai anyag szórását. A kezelés-kombinációkat ezért úgy kell elosztani a különböző nem teljes blokkok között, hogy a nem teljes blokkok közötti különbségek (blokkok közötti hatás) bizonyos csekélyebb fontosságú hatásokkal keveredjenek (*confounded*), míg a fontosabb hatásokat a blokkon belüli összehasonlítások (*kontrasztok*) alapján meg lehet majd határozni (blokkokon belüli hatás). A legtöbb esetben a magasabb fokú interakciók érdeklik kevésbé a kísérletezőt.

A blokk-képzés igen egyszerű eljárás, ha teljes blokkról van szó, és nagyon bonyolult,

ha nem teljes a blokk. A tervezés mindennapi munkáját megkönnyítendő, sémákat (ún. alapterveket) dolgoztak ki, amelyeket már csak sorsolni (*randomizálni*) kell, hogy az elhelyezési tervet megkapjuk. A kézikönyvek közölnek alapterveket és elhelyezési terveket is.

ELRENDEZÉS-TÍPUSOK

A *teljesen sorsolt elrendezés* (30. táblázat) a legegyszerűbb típus. Nincsenek blokkok, a kezelések száma — sőt, kezelésen belül az ismétlések száma is — különböző lehet. A kezelésektől eltekintve a mintavétel teljesen sorsolva van. Igen kiegyenlített kísérleti körülményeket igényel, ezért ritkán alkalmazzák: a szántóföldi kísérleteknek kb. 2–3%-ában. Egyaránt alkalmas egytényezős kezelések és polifaktoriális kezeléskombinációk vizsgálatára.

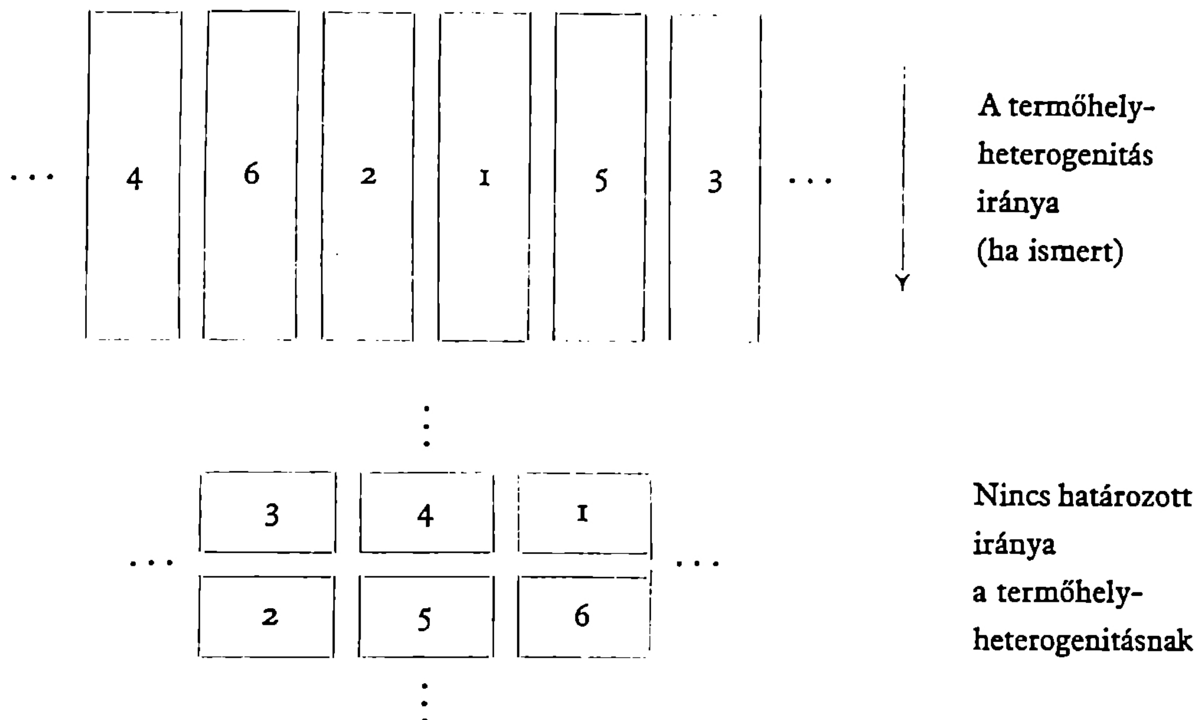
Sorsolt blokk-elrendezés (véletlen blokk, 31. táblázat) esetén a kezelések egy-egy sorozata (ismétlés) a kísérlet egy-egy blokkján belül van kisorsolva, ezért általában pontosabb eredményre vezet (kisebb a maradék hiba), mint a teljesen sorsolt elrendezéskor. Eltekintve a kezelésektől, ez az elrendezés a rétegezett kiválasztásnak felel meg (*stratification* = blokk-képzés). Ahhoz, hogy a sorozatok és a kezelések egymástól függetlenül összehasonlíthatók legyenek, *eleve* tudni kell, hogy nincs közöttük gyakorlatilag számba-

30. táblázat

		Egytényezős (Monofaktoriális)	Többtényezős (faktoriális) (Polifaktoriális)
Nincsenek blokkok		Teljesen sorsolt	
Teljes blokkok	1 irányban korlátolt	Sorsolt blokk	
	2 irányban korlátolt	Latin négyzet	
Nem teljes (inkomplett) blokkok	1 irányban korlátolt	Inkomplett blokkok Rácsok	Kevert faktoriálisok Frakcionált ismétlés
			Split plot Split block
	2 irányban korlátolt	Rácsnégyzetek YOUDEN-négyzet	Quasi-latin négyzet

A legfontosabb kísérleti elrendezések áttekintő táblázata Quenouille után **(1953). A táblázat nem tartalmazza a 3 irányban korlátozott elrendezéseket (görög-latin négyzet), a nem teljes kombinációrendszert tartalmazó „composite és rotatable designs" elrendezéseket és a latin négyzetből származtatott („bővített" és szűkített", latin négyzet, „cross-over" stb.) elrendezéseket, többek között.**

31. táblázat



Blokkok elhelyezése szántóföldön. Ismert termőhely-heterogenitás esetén a blokkon belüli 6 parcella elrendezése ugyanazt az elvet követi, mint amely kis gazdaságok örökösödési felosztásánál az ún. *nadrágszíj-parcellák* kialakulására vezetett (*Cox* [1958] után).

jövő interakció. Kísérleti egységeinek (pl. parcelláinak) részegységekre való osztásával és a részegységet új faktorral kezelve az ún. *split plot* elrendezések állíthatók elő. Ha a kísérleti körülmények kiegyenlítettsége nem megfelelő, *nem teljes blokk-elrendezéseket* kell helyette alkalmazni. Mind egytényezős, mind polifaktoriális kísérletek esetében igen gyakran alkalmazzák; a szántóföldi termesztési és öntözési kísérletek 45–50%-ában, a növénynemesítők 35–40%-ban. Biológiai dózisreakció kísérletekben való alkalmazását *Finney* írta le (1952).

A *latin négyzet* egyszerű, sorsolt, két irányban teljes blokkokat tartalmazó elrendezés. Mindegyik kezelés egyetlenegyszer fordul elő minden sorban és egyetlenegyszer minden oszlopban. A sorozatok száma ennélfogva a kezelések számával mindig egyenlő. Ahhoz, hogy a sorok, oszlopok és kezelések egymástól függetlenül összehasonlíthatók legyenek, *eleve* tudni kell, hogy nincs gyakorlatilag számbajövő interakció a sorok, oszlopok és kezelések között. Faktoriális kezeléskombinációk beállítására is alkalmas. Megkötöttsége miatt a szabadföldi kísérleteknek csak kb. 3%-a latin négyzet; biológiai és kémiai laboratórium-kísérletekben gyakrabban alkalmazható. Példaképpen *Chen*, *Bliss* és *Robbins* „*strophantin*"-kísérletének tervét (1942) közöljük *Finney* nyomán. 12 készítmény hatását vizsgálták. Mivel azonban egy észlelő naponta nem vizsgálhat négynél több macskát, és a tolerancia egyik napról a másikra változhat, ezért az ábra szerinti 12 × 12-es latin négyzet elrendezésű kísérletet hajtották végre, amelyben egy-egy napon 12 kísérleti állatot vizsgált 3 észlelő (A, B,. . ., L = a 12 készítmény) (32. táblázat). Ugyancsak az időtényező szerepel annak az etetési kísérletnek az „oszlop"-aiban, amelynél feltételezték, hogy csak két kiküszöbölendő szisztematikus hibával kell számolni: az állatok közötti változékonysággal, és a periódusok közötti közös idő-trenddel. Három kísérleti állattal, három 2 hetes

32. táblázat

Napszak	Megfigyelő személy	Kísérleti állat	Dátum: Március 6	7	8	9	13	14	16	21	24	27	30	Április 3
de.	I	a	I	J	B	L	H	G	F	K	D	E	A	C
		b	K	G	J	H	I	B	L	C	E	F	D	A
	II	a	B	L	G	C	D	J	K	E	H	A	F	I
		b	E	D	F	G	J	K	A	L	C	I	B	H
	III	a	C	K	A	B	F	L	I	D	G	H	J	E
		b	F	H	K	E	G	C	D	B	A	L	I	J
du.	I	a	J	C	E	K	A	I	H	F	B	G	L	D
		b	D	F	I	A	L	E	C	G	J	B	H	K
	II	a	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
		b	H	E	L	J	C	A	B	I	K	D	G	F
	III	a	G	I	D	F	K	H	J	A	L	C	E	B
		b	L	A	H	I	B	D	E	J	F	K	C	G

Chen, Bliss és Robbins „strophantin"-kísérlete (1942) 12×12 latin négyzet elrendezésben (Finney, [1952] után). A, B, ... L = a vizsgált 12 készítmény; mért tulajdonság: a készítmény halálos dózisa.

etetési időszakkal, és három *(A, B, C)* étrenddel az alábbi latin négyzet állítható be, amelyet a megfelelő hibaszabadságfok elérése érdekében természetesen még újra randomizálva meg kell ismételni *(Cox* után, 33. táblázat).

A latin négyzetnek nemcsak mint két irányú kiegyenlítést végző elrendezésnek, hanem mint elméleti formális elemnek is nagy jelentősége van. A kezeléseket az ábécé betűivel jelölve a latin négyzetben egy betű csak egyszer fordul elő minden sorban és oszlopban. Két ábécé alkalmazásával *görög-latin négyzet*re jutunk. Vannak több ábécés négyzetek is; ezek a „keverés" technikájában nyújtanak segítséget. Az egy-ábécés latin négyzetek többszöri beállításával *(cross over, change over)* utóhatásvizsgálatokra alkalmas elrendezések szerkeszthetők.

33. táblázat

	I	II	III
	kéthetes periódus		
1. tehén	C	A	B
2. tehén	B	C	A
3. tehén	A	B	C

A latin négyzet egy gyakori alkalmazása etetési kísérletekben, Cox (1958) után. A, B és C a három különböző étrendet jelzi; mért tulajdonság: a termelt tej mennyisége.

Lényegében a *kevert elrendezések* és a *nem teljes blokk-elrendezések* azonos elméleti alapon nyugszanak. Faktoriális kísérletek esetében beszélhetünk *kevert elrendezések*ről, szűkebb értelemben, ha bizonyos kevésbé érdekes hatásokat (pl. magasabb rendű interakciókat) keverünk blokkhatásokkal. *Split plot* esetén a főhatásokat keverjük blokkhatásokkal. A *frakcionált ismétlésű* elrendezések során a kezelés-kombinációk különböző fő- vagy

együtthatásai keverednek egymással. A *quasi-latin négyzet*ben két irányú keverés van.

A kevert polifaktoriális elrendezések mintájára alakította ki *Yates* a *nem teljes blokk* vagy *quasi-faktoriális* elrendezéseket egytényezős problémák vizsgálatára, amelyeknél analíziskor a kezeléseket bizonyos ál-faktorokból összetevődő hatások *(pseudo-effects)* eredményének tekintjük.

Kevert elrendezések esetén az összes kezeléskombinációt több nem teljes (inkomplett) blokk között kell elosztani (34. táblázat). A tényezőknek bármilyen kombinációjában használható elrendezések, mégis leginkább a 2^m, 3^m, és 4^m típusú szimmetrikus tervekben alkalmazzák (m = a vizsgálandó faktorok száma). A tervezéskor törekedni kell arra, hogy az elrendezés kiegyensúlyozott legyen *(balanced incomplete blocks = BIB)*. Gyakran lehetetlen vagy gyakorlatilag nem érdemes a kiegyensúlyozáshoz szükséges ismétlésszámot beállítani; ilyenkor használják a részben kiegyensúlyozott nem teljes blokk-elrendezéseket *(partially balanced incomplete blocks = PBIB)*. Agrotechnikai témájú kísérletekben a polifaktoriális *BIB*-okat előnyös használni, ha a beállítandó kezeléskombinációk száma nagy. A t = 3–9 kezelésszámú kis *BIB* és *PBIB* elrendezések biológiai (élettani dózisreakció-vizsgálatok, rovarölőszerek hatásának, gyapjúszálak finomságának és más olyan témának a vizsgálatai, amelyekben „standard"-dal való összehasonlításról van szó, lásd: „2k and 2k + 1 point design") és kémiai laboratóriumok legfontosabb elrendezéstípusai. Páros szervek (pl. szem) vegyszeres kezelése esetén a kísérleti állat a blokk, kettőnél több vegyszer vizsgálatához pedig nem teljes blokk-elrendezést kell választani.

A tehenek tuberkulózisát úgy lehet diagnosztálni, hogy megfelelő készítményt fecskendezve a bőr alá, megfigyeljük az elváltozást. *Wadley* 16 készítményt vizsgált meg *BIB* elrendezés szerint. Minden tehénen 4 tájat különböztetett meg, s mindegyikbe 16 injekciót lehetett adni. Ez a körülmény azt a tervet szuggerálta, hogy a tájakat tekintsék blokknak, és blokkonként 4 készítményt, mindegyiket 4 különböző koncentrációban, azaz 16

34. táblázat

Sorozat:	I		II		III	
Ink. blokk:	1	2	1	2	1	2
	abc	ab	abc	ab	abc	ab
	a	ac	ac	bc	bc	ac
	b	bc	b	a	a	b
	c	(1)	(1)	c	(1)	c
Kevert hatás:	ABC		AC		BC	

Sorsolt blokkelrendezésben elhelyezett három (A, B, C) tényező, mindegyike két szinten (adva – nem adva), a táblázat egységeiben annak a tényezőnek jele szerepel, amelyet adtak; (1) jelöli azt az egységet, amely egyik tényező kezelésében sem részesült. A $2 \times 2 \times 2 = 2^3 = 8$ egységet tartalmazó sorozat (teljes blokk) a lehetséges összes kezeléskombinációt tartalmazza. A sorozatokat feloszthatjuk a fenti módon *nem teljes (= inkomplett) blokkokra*, amelyek 4–4 kísérleti egységet tartalmaznak. Ekkor a külső körülmények zavaró hatása e kisebb blokkokkal jobban kiszűrhető, viszont a három kevert interakció (az ABC, AC és BC) viszonylag pontatlanabbul határozható meg, mivel ezek az esetek 1/3-ában a nem teljes blokk különbségekkel kevertek. A többi hatás (főhatások és az AB interakció) ugyanolyan pontossággal becsülhető. A fenti (BIB) tervet elhelyezés előtt még randomizálni kell (*Cochran* és *Cox*, 1957, után).

injekciót adjanak blokkonként. A kísérletet így 5 tuberkulin-érzékeny tehénen állították be, mindegyik kezelés egyetlenegyszer fordul elő tehenenként *(Cox*, 1958).

Az egytényezős *nem teljes blokk-elrendezések* fontos csoportja az egy irányban korlátozott *rács-*, és a két irányban korlátozott *rácsnégyzet-elrendezés*. Megemlítendők még a latin négyzetből származtatott *Youden-négyzet*, valamint a különböző „*bővített*" és „*szűkített*" *latin-négyzet-elrendezések*. Ha a kezelések (pl. fajták, törzsek) száma szántóföldi kísérletek esetén nagy, olyan inkomplett blokkokat alkalmaznak, amelyek teljes sorozatokat is tartalmaznak. Ilyenek a rács-elrendezések, amelyeket elsősorban növénynemesítési és genetikai kísérletekre készítettek. Az ismétlések számának csökkentése érdekében előtérbe kerülnek a kiegyensúlyozatlan rács-elrendezésű tervek. A *Youden*-féle és az egyéb, a kísérleti körülmények zavaró hatását két irányban is kiküszöbölő négyzetnek nevezett elrendezéseket szántóföldi kísérletekben ritkábban alkalmazzák, jelentőségük főleg laboratóriumi munkában nagy.

Youden üvegházban foglalkozott a dohánymozaik vírusával. Egy dohánylevél volt egy kísérleti egység. A megfigyelés tárgya azoknak a sérüléseknek a száma volt, amely a vírusoldattal való kezelés után a levélen keletkezett. Egy-egy növényt tekintettek blokknak; növényenként 4 levelet használtak a 7-féle oldat hatásának megfigyelésére, a 35. táblázat szerinti Youden-négyzet elrendezést alkalmazva.

Sajátos alkalmazást kapnak a rács-elrendezések a reprezentatív megfigyeléshez szükséges kiválasztásban is: „*lattice-sampling*" esetén a szubsztrátumokat (alblokk, nem teljes blokk) úgy jelölik ki, mint ahogy a kezelések találhatók a rács-elrendezésekben.

A *részleges (frakcionált) ismétlésű elrendezés* (36. táblázat) esetén a túl nagy kezelésszám csökkentése érdekében nem állítják be valamennyi lehetséges kombinációt, hanem annak csak felét, harmadát, vagyis csak egy frakcióját. Formailag ez is sorsolt blokkelrendezés, mint a nem teljes blokkok; itt az alkalmazott kezelés-kombinációk az egész kísérletben csak egyszer fordulnak elő. Hogy mely kezelés-kombinációk állítandók be, annak kiválasztása komplikált statisztikai feladat, de elérhető, hogy a becsülni kívánt fontos hatások egyike se keveredjen más hatással. Ennél az elrendezésnél eleve feltételezzük a kevert és meg nem becsülhető hatások nagyságának jelentéktelenségét. Főleg kémiai, gyógyszer

35. táblázat

	I.	II.	III.	IV.
	levél			
1. növény	7	5	3	6
2. növény	3	1	6	2
3. növény	4	2	7	3
4. növény	6	4	2	5
5. növény	1	6	4	7
6. növény	2	7	5	1
7. növény	5	3	1	4

Youden négyzete 7-féle mozaikvírus-oldatnak (kezelés) 7 sorozatban való elhelyezésére. A dohánynövény 4 levele képez egy blokkot 4 kísérleti egységgel. A fenti elhelyezési terv *Cochran* és *Cox* (1957) 13,2 számú tervének felel meg sorsolás után (*Cox*, 1958, után). Megfigyelt érték: az oldat okozta sérülések száma.

36. táblázat

adef	ef	cdef	bc
ce	ab	ae	de
bdef	acdf	af	abdf
abcf	bcdf	abcdef	bcef
abce	acde	be	df
ad	(1)	abcd	abde
cf	bcde	cd	ac
bd	abef	bf	acef

Frakcionált ismétléses kísérlet terve 4 blokkban, hat tényező (a, b, c, d, e és f) főhatásainak és páros interakcióinak meghatározására (csak a cd interakció nem becsülhető meg a páros interakciók közül). Valamennyi tényező 2 szinten van, adva vagy nem adva. A fenti elrendezésben a lehetséges összes

$$2^6 = 64$$

kezelés-kombinációnak csak a fele van beállítva 32 kísérleti egységbe, az egyes kombinációk jele az adott tényezők jeléből tevődik össze, (1) azt jelenti, hogy egyik tényezőt sem adjuk. (*Cochran* és *Cox*, 1957. 6.A.6. számú terve, 8 egységnyi blokkokra, randomizálva.)

és szövettani vizsgálatokban jelentős, de szántóföldi kísérletben is alkalmazzák. Általában 5–8 faktornak (mindegyik 2 vagy 3 szinten) viszonylag összesen kevés (16, 27, 32, 64, 81) kísérleti egységbe való beállítására alkalmas; szélső alkalmazási esetéről *Cox* számol be (1958), amelyet alább idézünk.

A kísérletet kémiailag meghatározott, olyan médiummal végezték, amelyben a csirkecsont növekedett. A csirkecsont többek között 20 aminosavat is tartalmazott, és az előkísérletek azt mutatták, hogy a növekedéshez ezek közül 11-re van szükség. Olyan kísérletet kellett tervezni, amelyen a *tibia* (lábszárcsont) súlyán mérve e 11 faktor közötti interakciókat is megvizsgálhatják, de egy 2^{11} típusú faktoriális teljes rendszer egyetlen sorozata $2^{11} = 2048$ kombinációt tartalmaz. Frakcionális ismétlésű elrendezést alkalmazván azonban összesen 128 megfigyeléssel megoldhatták e problémát. A lehetséges kombinációk 1/16-át beállítva olyan kísérleti tervet lehetett készíteni, amelyből valamennyi fő- és páros együtthatás megbecsülhető volt. A latin négyzet és a több ábécé kombinált alkalmazásával képzett különböző, magasabb típusú négyzetek olyan frakcionált faktoriális elrendezéseket definiálnak, amelyekben valamennyi faktor azonos szintű, s feltételezve, hogy az interakciók hiányoznak, mindegyik főhatás megbecsülhető. A frakcióképzés szélső esete a maximális számú ábécét tartalmazó terv használata, pl. egy 5×5-ös négyzet 4 ábécével, $1/5^4$-ed ismétlése az 5^6 kísérletnek (6 tényező, mindegyik 5-5 dózisban).

Split plot (37. táblázat) esetén a sorsolt blokkelrendezésbe, latin négyzetbe, ritkábban más elrendezésbe beállított kísérleti egységek (nagy parcellák) mindegyikét a másik tényező különböző szintjei számára kisebb alegységekre (alparcellák) osztjuk fel. Majd az alegységeket esetleg tovább lehet osztani egy harmadik tényező szintjei számára (al-alparcellák) és így tovább. A kezelésektől, valamint a kiindulási elrendezéstől eltekintve, ez az elrendezés a többrétegű mintavétel megfelelője. Célszerű a legkisebb egységekbe a legpontosabban megvizsgálandó faktorokat beosztani, mivel az elrendezés folytán ezek ismétléseinek száma a legnagyobb. Az egységekbe a kezelések sorsolással helyezendők el. Szántóföldi kísérletek 40%-ában ezt használják, a polifaktoriális elrendezés típusok között pedig ma ez a leggyakoribb; a nemesítők „csoportosított elrendezése" *(nested design)*, a lépcsőzetes mintavételhez még közelebb álló esete.

37. táblázat

Sorsolt blokk:	E 5	L 1	L 4	E 2	E 6	E 3	L 3	E 1	L 6	L 5	E 4	L 2
Split plot:	E 4	E 1	E 6	E 5	E 3	E 2	L 2	L 3	L 6	L 5	L 1	L 4

Összehasonlítás: *sorsolt blokk,* illetőleg *split plot* elrendezés egy sorozatába 2×6 típusú faktoriális = 12 kezelésének beállítása (*Cox,* 1958, után). A példában 6 korai (E) és 6 késői (L) kukoricafajta szerepel.

38. táblázat

Dátum	A kísérleti állat neme	I	II	III	IV
		kísérleti állat			
1. nap	♂	B	AB	—	A
2. nap	♂	—	A	B	AB
3. nap	♀	AB	B	—	A
4. nap	♂	—	AB	A	B
5. nap	♀	AB	—	A	B
6. nap	♀	A	B	AB	—
7. nap	♂	B	AB	—	A
8. nap	♀	—	AB	A	B

Split plot kísérlet, a kísérleti állatok neme *teljesen sorsolt elrendezésben* (főegységek), azon belül a 2×2 = 4 kezeléskombináció szintén teljesen randomizálva (*Cox,* 1958, után), a kísérleti állat a jelzéseknek megfelelően: A jelnél az egyik, B jelnél a másik, AB jelnél pedig mindkét készítményből kapott kezelést. A — jelű állatok kezelést nem kaptak (kontroll). Megfigyelt tulajdonság: a két készítmény vérreakciója.

39. táblázat

I

	a_3	a_1	a_2	a_0	a_4
b_2					
b_1					
b_0					

II

	a_1	a_4	a_0	a_2	a_3
b_1					
b_2					
b_0					

III

	a_1	a_3	a_0	a_2	a_4
b_2					
b_0					
b_1					

*Split block*ban elhelyezett 5 × 3 faktoriális három (I., III., II.) sorozata (az *A*-tényező 5, a *B*-tényező 3 szinten). Az *A* × *B* interakciót pontosabban becsülhetjük meg, mint a főhatásokat (*Cochran* és *Cox*, 1957, után).

Összehasonlításul bemutatjuk egy 2 × 6 típusú faktoriális kísérlet összesen 12 lehetséges kezeléskombinációját a sorsolt blokk, illetőleg a split plot egy blokkjában (38. táblázat). Kémiai és biológiai laboratóriumi kísérletekben kisebb jelentőségű a szántóföldinél. Íme egy példa az alkalmazására.

A biológiai kísérlet vizsgálatának tárgya az az anyag volt, amely két (*A* és *B*) kísérleti készítmény nyomán kísérleti egerek vérében jelentkezett. Feltételezték, hogy a különböző nemű állatok eltérően fognak reagálni *A*-ra és *B*-re. A kísérletbe tehát 3 faktort kellett beállítani: *A*-t és *B*-t, és a nemet, mindegyiket 2 szinten, ami összesen 2 × 2 × 2 = 8 lehetséges kezelés-kombinációt adott. A kényes vizsgálati technika miatt azonban naponta csak 4 egeret lehet megvizsgálni, ezért nem sorsolt blokkot, hanem a 37. táblázat szerinti

split plot-elrendezést állították be (a nagy kísérleti egységek *teljesen sorsolt elrendezésében* = nincsenek blokkok!).

Split block (39. táblázat) esetén az egyik tényezőnek megfelelő kezelések a másik tényezőnek megfelelő kezelések parcelláira merőlegesen, sávszerűen metszik egy-egy ismétlés valamennyi parcelláját. Minden sorozat a másiktól függetlenül legyen sorsolva (randomizálva). Itt nagy és kis parcellák nem különböztethetők meg. Technikai előnyei miatt a növénytermesztési kísérleteknek mintegy 2%-ában használják.

Mind a split plot, mind a split block adatainak számítási feldolgozása a szinteknek megfelelően két vagy több részlegben végzendő; mindegyedik részleg más maradékhibát tartalmaz.

Quasi-latin négyzet (40. táblázat) olyankor alkalmazható faktoriális kezelés-kombinációknak latin négyzet formában való elhelyezésére, amikor az összes kezelés-kombináció túlságosan nagy ahhoz, hogy a latin négyzet egy sorában vagy oszlopában – a blokkon belüli homogenitás veszélyeztetése nélkül — elhelyezhető legyen. Ritkán alkalmazzák, s mezőgazdasági, még inkább biológiai vizsgálatokra ajánlható elrendezéstípus.

A kísérletek és megfigyelések tervezésének modern statisztikai felfogása eltér, sőt sok szempontból ellentétes az igazoló kísérletekben sokszor bevált klasszikus kísérleti szempontokkal. A többváltozós elemzések szemlélete: a faktoriális elv, valamint a jelenségek komplex vizsgálatának igénye jellemzi az új fejlődési irányt. Ennek a modern szemléletnek a realizálódását az tette lehetővé, hogy

a) alkalmas *többváltozós elemző módszereket* fejlesztettek ki sajátos biológiai problémák megoldására;

b) a *mintavételnek* és a faktoriális *kísérleti elrendezéseknek* az elmélete megszületett, és

c) a technikai fejlődés során az adatfelvételezés és az adatfeldolgozás (kiértékelés) *mechanizálódott* és *automatizálódott*.

40. táblázat

0000	1011	2022	0121	1102	2110	0212	1220	2201
1021	2002	0010	1112	2120	0101	1200	2211	0222
2012	0020	1001	2100	0111	1122	2221	0202	1210
0122	1100	2111	0210	1221	2202	0001	1012	2020
1110	2121	0102	1201	2212	0220	1022	2000	0011
2101	0112	1120	2222	0200	1211	2010	0021	1002
0211	1222	2200	0002	1010	2021	0120	1101	2112
1202	2210	0221	1020	2001	0012	1111	2122	0100
2220	0201	1212	2011	0022	1000	2102	0110	1121

Quasi-latin négyzet: négy tényező 3-szinteken beállítva 81 kísérleti egységen. Az elrendezésben valamennyi lehetséges kezelés-kombináció $3^4 = 81$ egyszer előfordul. A sorok és oszlopok szisztematikus hatásai mellett a 4 vizsgált tényező főhatása, valamint ezek páros interakciói mind megbecsülhetők e terv alapján. A fenti tervet, amelyben a kezelés-kombinációk az a, b, c, d sorrend megtartása mellett csak az alkalmazott szintet (0, 1 vagy 2 fokozat) tüntetik fel, még elhelyezés előtt randomizálni kell (*Cochran* és *Cox*, 1957, 8, 6. számú terve alapján).

TARTALOM

MÁSODIK RÉSZ

A NÖVÉNYEK ÉLETE

HARMADIK RÉSZ

A NÖVÉNYEK VÉDEKEZŐ BERENDEZKEDÉSE

NEGYEDIK RÉSZ

NÉHÁNY KORSZERŰ VIZSGÁLATI MÓDSZER

Kiadja a Gondolat, a TIT Kiadója
Felelős kiadó a Gondolat Kiadó igazgatója
Felelős szerkesztő: Bíró Sándor
Műszaki vezető: Kálmán Emil
Műszaki szerkesztő: Szvoboda Gabriella
A borító és kötésterv Gáll Gyula munkája
Megjelent 6350 példányban,
54,25 (A/5) ív + 68 oldal melléklet terjedelemben
Ez a könyv az MSZ 5601–59 és 5602–55 szabványok szerint készült
68.0950 Athenaeum Nyomda, Budapest – Íves magas nyomás
Felelős vezető: Soproni Béla igazgató